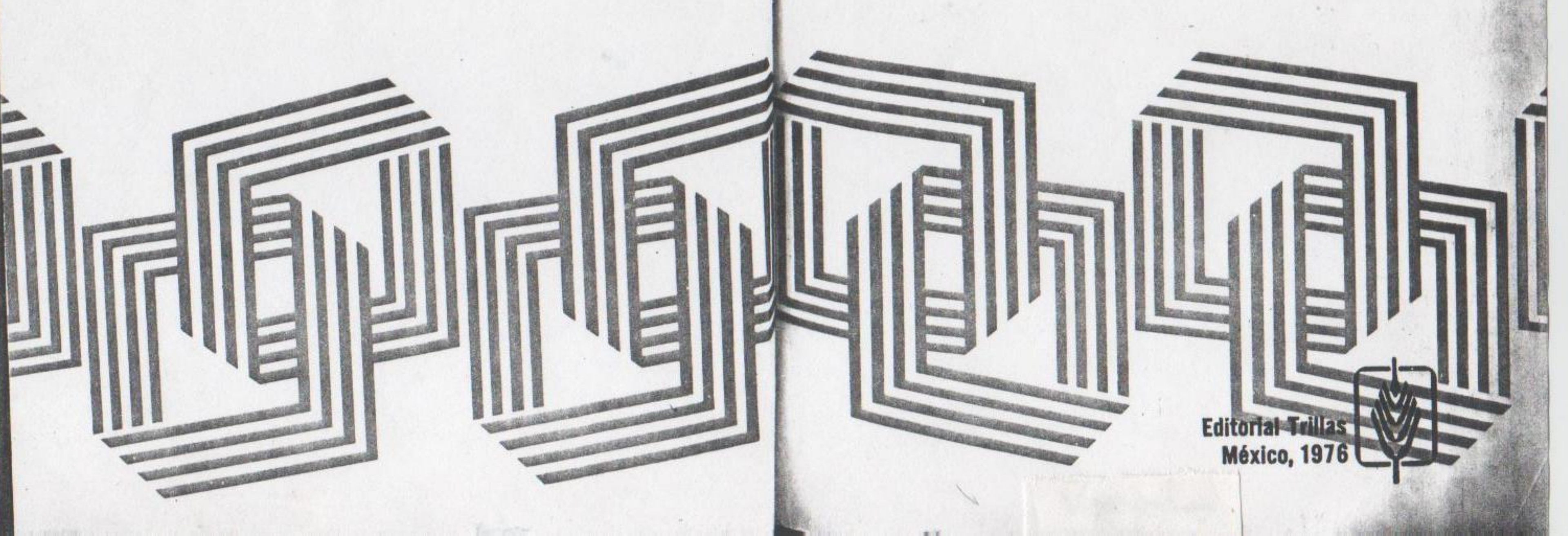
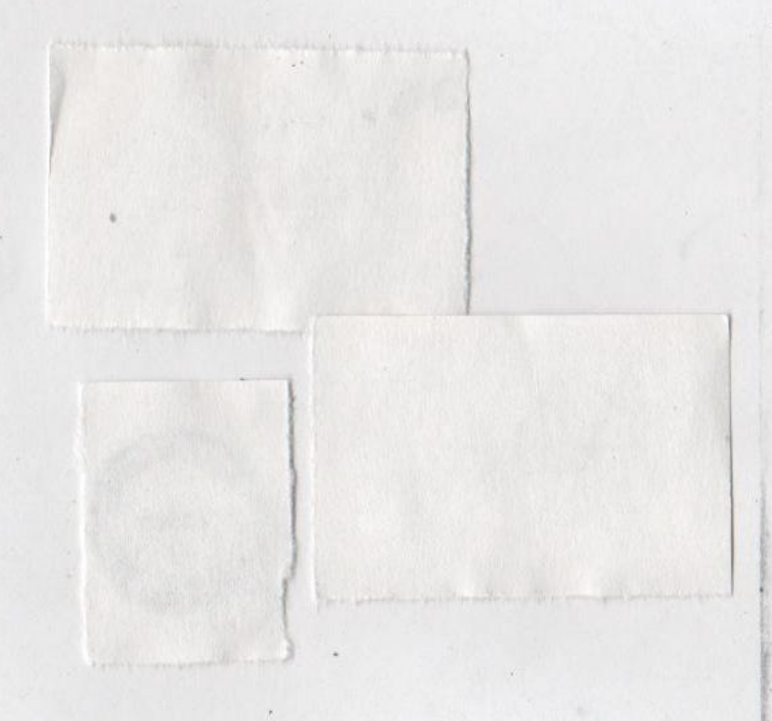
Psicofisiología del aprendizaje

Jacobo Grinberg-Zylberbaum



Editorial Trillas
México, 1976



Primera edición, febrero 1976

Primera reimpresión, agosto 1976

Miembro de la Cámara Nacional de la Industria Editorial. Reg. núm. 158

Impreso en México

INDICE GENERAL

PRIMERA PARTE

INTRODUCCIÓN

Solamente al analizar lo que ocurre en el sistema nervioso durante una experiencia de aprendizaje, podremos entender este fascinante proceso.

El propósito de este libro es precisamente mencionar algunas de las modificaciones en la actividad cerebral durante el aprendizaje. Se ha hecho especial hincapié en el estudio de los cambios electrofisiológicos por considerarlos de importancia fundamental.

En la Primera Parte de esta obra se analiza en forma un tanto resumida algunas clases de aprendizaje (capítulo 1), las características de la actividad eléctrica del sistema nervioso (capítulo 2), y los cambios que sufre ésta durante los procesos de asociación (capítulo 3).

La Segunda Parte (capítulo 4) está dedicada al estudio de las bases neurofisiológicas de los procesos de evocación. Más que una revisión de la bibliografía, este capítulo es la presentación de un modelo hipotético que pretende explicar los fenómenos cerebrales que posiblemente ocurran cuando es evocada la información almacenada en la memoria.

El cuarto capítulo fue resultado de una serie de discusiones entre el autor y la psicóloga Marianela García Muñoz, a quien quiero agradecer su estímulo e interés.

La redacción fue posible gracias a la colaboración de Celia Arellano.

Debo especial agradecimiento a los doctores Héctor Brust Carmona y Alberto Guevara Rojas, por sus críticas y ayuda.

Asimismo, agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT y a su Director el Lic. Gerardo Bueno Zirión, la ayuda que me brindaron para la realización de esta obra.

PRIMERA PARTE

RESUMEN DE LA PRIMERA PARTE

1. *Métodos utilizados en el estudio de los procesos responsables del aprendizaje*

El aprendizaje se define como una modificación conductual relacionada con una práctica previa y no producida por fatiga, adaptación, procesos patológicos o ingestión de sustancias.

A. El condicionamiento clásico implica una sustitución de estímulos, en la cual un estímulo que no provoca ninguna respuesta específica, llega a hacerlo a través de un procedimiento de asociación con otro estímulo que sí provoca una respuesta específica.

B. En el condicionamiento instrumental, las respuestas que emite el sujeto implican una modificación en el ambiente, que tiene como consecuencia alterar las probabilidades de emisiones subsecuentes.

C. La habituación es un proceso de aprendizaje, en el cual la repetición monótona de un estímulo provoca la disminución de una respuesta, siendo esta disminución específica y dependiente de los parámetros del estímulo repetido.

2. *Actividad eléctrica en el sistema nervioso central*

A. La actividad eléctrica espontánea del cerebro consiste en oscilaciones eléctricas que se han catalogado como ritmos, dependiendo de su frecuencia y voltaje. Estos ritmos sufren diversas variaciones, dependiendo del lugar de registro y de la situación conductual del sujeto.

B. La actividad eléctrica provocada se refiere a los cambios eléctricos detectables que guardan una relación muy estrecha con un estímulo y tienen una morfología específica.

C. Existen varios sistemas cerebrales que modulan la actividad eléctrica espontánea y provocada en el sistema nervioso. Los más importantes son:

1. La formación reticular del tallo cerebral.
2. El núcleo caudado.
3. El tálamo.

3. *Electrofisiología del aprendizaje*

A. El fenómeno de habituación electrofisiológica implica la desaparición o la reducción de una respuesta eléctrica mediante la repetición monótona del mismo estímulo. La habituación se manifiesta tanto en las estructuras corticales como en las subcorticales, en las vías sensoriales específicas y en la inespecífica. El proceso se ha podido observar registrando la actividad: espontánea, provocada y unitaria.

B. Existen pruebas que indican que la actividad eléctrica espontánea y provocada se puede condicionar. Este condicionamiento sigue las mismas leyes que el condicionamiento conductual:

1. Es posible condicionar la desincronización electroencefalográfica.
2. Existe una relación entre la actividad theta del hipocampo y la actividad conductual durante el condicionamiento; sin embargo, hay controversias acerca de las características de esta relación.
3. *a*) El registro de la actividad eléctrica provocada por estímulos intermitentes ha permitido empezar a conocer las estructuras cerebrales relacionadas con la "codificación" de la información y con sus cambios durante el aprendizaje.
   b) Existen cambios en la magnitud de los potenciales provocados por los estímulos condicionantes durante el aprendizaje.
   c) El estudio de los potenciales provocados secundarios durante el aprendizaje ha demostrado que su amplitud y sus características se relacionan con los procesos de atención, con los de significación de los estímulos y con la actividad motora.
4. Los registros de la actividad unitaria durante el aprendizaje han encontrado, en algunos casos, una relación estrecha entre la conducta y las descargas neuronales, aunque en otros casos esta relación no se confirma.
5. En estudios realizados en humanos, mediante el registro de potenciales lentos de gran latencia, se ha encontrado que hay una relación entre la aparición y las características de estas respuestas eléctricas y procesos complejos, como los de toma de decisión, atención, intención de responder, significancia del estímulo, expectancia y grado de incertidumbre.
6. El núcleo caudado tiene una composición neuronal homogénea, gran proporción de axones amielínicos y neuronas pequeñas; además, se conecta en forma bidireccional con estructuras del sistema eferente visceral, con estructuras del sistema aferente y con estructuras del sistema límbico. Asimismo, se relaciona con diversos procesos y fases del aprendizaje, con la modulación de la actividad sensorial y con la actividad del sistema talámico y de la formación reticular mesencefálica.

1

MÉTODOS UTILIZADOS EN EL ESTUDIO DEL APRENDIZAJE

El presente capítulo tiene como principal finalidad hacer una breve revisión de los procedimientos utilizados en el estudio conductual de los diferentes tipos de aprendizaje, especialmente algunas manipulaciones relacionadas con la habituación, el condicionamiento clásico y el condicionamiento instrumental. Esto permitirá fundamentar los conceptos que en subsecuentes capítulos se emplearán con frecuencia.

La razón para circunscribir esta revisión a tres tipos de aprendizaje se basa en la consideración de que tales tipos son los que más se han estudiado desde el punto de vista psicofisiológico. Esto no quiere decir, de ninguna manera, que a otros tipos de aprendizaje se les considere menos importantes.

Es necesario empezar por hacer una breve reflexión para definir el concepto de "aprendizaje". Si conceptuamos la conducta como cualquier manifestación observable de la actividad de un organismo, se puede decir que el aprendizaje implica una modificación conductual, la que posee cierta permanencia temporal, es decir, se mantiene durante un periodo mayor que los eventos que la produjeron; por otro lado, estos eventos generalmente están asociados con una recurrencia de estímulos y respuestas manipuladas, de tal forma que den lugar a la modificación. Esta modificación, para ser llamada aprendizaje, no debe ser resultado de procesos patológicos, ni de fatiga ni de ingestión de sustancias de cualquier tipo.

Esta definición es el resultado de observaciones empíricas; por tanto, no explica ni hace mención de ningún proceso subyacente a estas modificaciones conductuales.

La razón de lo anterior es que el conocimiento que existe acerca de los procesos responsables del aprendizaje es incompleto, y a menudo contradictorio, por lo que resultaría muy arriesgado incluir en la defini

una explicación que probablemente resultaría parcial y cambiaría en algunos meses o años.

Nuestro propósito inmediato será considerar las manipulaciones de eventos que dan lugar a estas modificaciones conductuales relacionadas con los procesos del aprendizaje.

A. CONDICIONAMIENTO CLASICO

El estudio experimental del condicionamiento clásico se inicia con las investigaciones de Pavlov. El método diseñado por este científico permite la manipulación de variables independientes (estímulos) que provocan una modificación conductual con características muy especiales y que es denominada *condicionamiento clásico*. La manipulación consiste en asociar un estímulo que provoca una respuesta específica, generalmente de tipo reflejo, con otro estímulo que no provoca esta respuesta refleja.

Al primer tipo de estímulo se le denomina *estímulo incondicionado* (EI) y a la respuesta que provoca se le califica como *respuesta incondicionada* (RI); esto es lo que constituye un reflejo incondicionado. El estímulo que no provoca la RI se conoce como estímulo condicionante (EC).

La asociación del EI con el EC implica la presentación de los dos estímulos con cierta proximidad temporal. La modificación conductual se manifiesta después de la aplicación de un número variable de asociaciones, cuando el EC empieza a provocar la respuesta, que antes de las asociaciones era privativa del EI. A esta respuesta, ahora provocada por el EC, se le llama *respuesta condicionada* (RC), y la conexión entre EC y RC se dice que constituye un reflejo condicionado.

El procedimiento podrá entenderse con mayor facilidad si se menciona el ejemplo "clásico" de los experimentos de Pavlov, el condicionamiento secretorio salival: el sonido de un metrónomo (que no produce salivación) es el EC. El EI es la presentación de comida, la que incrementa la secreción salival.

El procedimiento en el condicionamiento secretorio salival consiste en hacer sonar el metrónomo y segundos después presentarle la comida al sujeto. La asociación entre sonido y comida se repite varias veces, después de las cuales basta con aplicar el sonido para que el sujeto incremente su salivación. En este momento se ha logrado producir un reflejo condicionado.

Si el orden de presentación se invierte, es decir, si primero se presenta la comida y después el sonido del metrónomo, el condicionamiento no se produce (Pavlov).

Los estudios de Pavlov tienen gran importancia, sobre todo por el descubrimiento y estudio de numerosas relaciones empíricas que, sin lugar a dudas, forman la base de nuestro actual conocimiento acerca de los procesos responsables del aprendizaje.

Las principales relaciones empíricas son:

a) El condicionamiento secundario.
b) La extinción.
c) La recuperación espontánea.
d) La generalización.
e) La discriminación.
f) El condicionamiento con retardo.
g) El condicionamiento huella.
h) El condicionamiento temporal.
i) La inhibición condicionada.

Condicionamiento secundario

Cualquier EC que haya adquirido, por medio del procedimiento de condicionamiento, la capacidad de provocar una RC puede ser utilizado en sucesivos procedimientos como si fuera un EI. En estas condiciones, se dice que ha ocurrido un proceso de condicionamiento secundario.

Extinción

El proceso de extinción tiene lugar cuando se deja de aplicar el EI, es decir, cuando se aplica el EC en forma aislada. En esta situación, se observa una disminución en la magnitud de la RC. De ser continuado, este procedimiento produce la desaparición completa de esta respuesta.

Recuperación espontánea

Durante el proceso de extinción, en un momento dado, súbitamente y sin ninguna causa aparente, la RC reaparece en toda su magnitud. Esta recuperación espontánea de la RC puede exagerarse si durante la extinción se aplica un estímulo completamente nuevo.

La recuperación espontánea hace pensar que el proceso de extinción no es sinónimo de olvido, es decir, que "desaparezca" la conexión temporal responsable del condicionamiento, sino más bien que se inhibe dicha conexión; esto se pone de manifiesto con más claridad cuando se presenta el estímulo nuevo, el que probablemente "desvía" las influencias inhibitorias.

Generalización

Una RC producida por un EC puede, al principio del establecimiento del condicionamiento, ser también provocada por otro estímulo que se presente de manera sorpresiva, sin que necesariamente los estímulos sean parecidos o pertenezcan a la misma modalidad sensorial. Esto sugiere que en la fase inicial del establecimiento de la conexión funcional hay un aumento en la "excitabilidad" en forma indiscriminada, de tal manera que cualquier estímulo puede alcanzar el "umbral" y producir la respuesta.

En una etapa avanzada del condicionamiento, la RC provocada por el EC puede también ser producida por cualquier otro estímulo, siempre que este último se asocie con el mismo EI. A este proceso de dar una misma respuesta ante dos o más estímulos diferentes, se denomina *generalización*.

Discriminación

En este caso, el animal es capaz de responder en forma diferente a dos EC parecidos entre sí. La discriminación de estímulos se lleva a cabo al asociar uno de ellos con un EI, y no asociando el mismo EI con el EC semejante.

Condicionamiento con retardo

En este caso, el tiempo que media entre la presentación del EC y el EI puede ser de varios segundos e incluso variar dentro de un margen determinado, de tal manera que después de varias asociaciones se logra que la RC aparezca con un retardo similar al de la aplicación del EI. Aquí el EC y el EI se sobreponen.

Condicionamiento huella

En este condicionamiento, se aplica el EC en forma más o menos breve y después de cierto tiempo se aplica el EI.

Condicionamiento temporal

En este condicionamiento, el EI se presenta a intervalos regulares, de tal forma que después de varias aplicaciones del mismo se produce la respuesta con un intervalo semejante, sin necesidad de aplicar el EI. En este caso, el tiempo actúa como EC.

Inhibición condicionada

El proceso consiste en condicionar una respuesta, utilizando cualquier EC asociado con un EI. Este EC se presenta en diferente ocasión, combinado con un estímulo neutral, el cual generalmente pertenece a distinta modalidad sensorial. La combinación EC —estímulo neutral nunca se asocia con el EI; de esta manera, se logra que el EC aislado estimule la RC, pero que en combinación con el estímulo neutral no la provoque.

B. CONDICIONAMIENTO INSTRUMENTAL

Este tipo de condicionamiento se relaciona con una modificación y reordenamiento en la jerarquía de respuestas que forman parte del repertorio conductual de un sujeto. Esta modificación se lleva a cabo mediante contingencias de eventos que aumentan las probabilidades de emitir respuestas. Estos eventos se denominan reforzadores.

La diferencia fundamental entre el condicionamiento clásico y el instrumental radica en que, en este último, el sujeto debe manipular en forma activa el medio que lo rodea a través de la emisión de respuestas, con el fin de recibir reforzadores, situación que no es observada en el condicionamiento clásico. Además, en el condicionamiento instrumental, los reforzadores que recibe el sujeto son siempre dependientes y consecuentes a su emisión de respuestas. En cambio, en el condicionamiento clásico, la aplicación de un estímulo incondicionado (reforzamiento) no es dependiente de la respuesta del sujeto, sino más bien del EC.

Uno de los procedimientos que más se utilizan en el estudio del condicionamiento instrumental consiste en introducir a un animal en una caja, en la que hay una palanca al alcance del mismo, y la que al ser accionada activa un mecanismo que proporciona al animal un poco de comida, agua, etcétera (reforzamiento).

Al ser introducido el animal en la caja, y durante su conducta "exploratoria", puede (por azar) accionar la palanca y, por tanto, recibir el alimento. De esta manera, aumenta la probabilidad de que el sujeto vuelva a emitir la respuesta de accionar la palanca.

Que el animal emita la primera respuesta espontáneamente y por azar indica que esta respuesta, antes de ser reforzada, ya forma parte del repertorio conductual del sujeto, aunque seguramente ocupaba los últimos lugares en la jerarquía de respuestas. Reforzarla tiene como consecuencia modificar la jerarquía, de tal manera que esta respuesta llega a ocupar los primeros lugares; esto se manifiesta, en este caso particular, en un aumento de la frecuencia de emisión.

Obviamente, el procedimiento ilustrado se relaciona con la modificación de conducta simple. Esto no quiere decir que el proceso de condicionamiento instrumental no ocurra en relación con conductas más complejas. De hecho, cualquier conducta que sea modificada, a través de sus consecuencias (reforzamientos), está asociada a un proceso de condicionamiento instrumental.

De acuerdo con Skinner (1966), el condicionamiento instrumental está relacionado con un proceso de reforzamiento de respuesta, a diferencia del condicionamiento clásico, en donde el reforzamiento es contingente con un estímulo. A pesar de esta diferencia, muchas de las relaciones empíricas observadas en el condicionamiento clásico también se presentan en el condicionamiento instrumental. Estas similitudes se observan en los procedimientos de:

Extinción

La extinción de la respuesta condicionada instrumental se manifiesta cuando se deja de reforzar una respuesta emitida (operante), observándose un decremento en la respuesta hasta su total desaparición. El número de operantes emitidas durante el proceso de extinción constituye una medida de la fuerza del reforzamiento (Skinner, 1966).

Recuperación espontánea

Una respuesta previamente extinguida vuelve a aparecer súbitamente después de cierto tiempo, sin necesidad de aplicar un reforzador.

Discriminación

Si el reforzamiento de una respuesta emitida solamente se produce en presencia de un estímulo específico aplicado al sujeto, se puede lograr que subsecuentes emisiones sólo se produzcan cuando este estímulo se aplique. En esta situación, el estímulo se convierte en discriminado (Skinner, 1966), y la respuesta asociada a este estímulo discriminado se denomina *operante discriminada*. La aplicación de un estímulo diferente al discriminado puede no producir la emisión de la respuesta. En este caso, se dice que ha ocurrido un proceso de discriminación de estímulos.

Generalización

Si un sujeto emite una operante discriminada frente a un estímulo discriminado y la aplicación de un nuevo estímulo da ocasión a la emisión de la misma respuesta, se habla de un proceso de generalización.

Condicionamiento secundario

Este proceso se refiere al aumento en la probabilidad de emitir una respuesta operante, utilizando para ello un reforzador secundario. Un reforzador secundario se obtiene mediante el apareo de un estímulo neutral con otro estímulo que sea reforzante por su propia naturaleza (reforzador primario, como la comida), hasta que el estímulo neutral adquiera las características del reforzador primario.

De la misma manera que en el condicionamiento clásico, en el instrumental pueden lograrse respuestas de inhibición condicionada, condicionamiento con retardo, condicionamiento huella, etc.

Sin embargo, además de todo lo anterior, es posible realizar manipulaciones que aparentemente son privativas del condicionamiento instrumental, por ejemplo, la situación de reforzamiento intermitente. En este caso, el reforzamiento no se relaciona directamente con cada respuesta, sino con el tiempo o con el número de respuestas.

El efecto conductual producido por la aplicación de reforzamientos intermitentes ha dado lugar a una clasificación de esquemas de reforzamiento (Ferster y Skinner, 1957). Éstos se dividen en dos grandes ramas: *a*) esquemas de intervalo, y *b*) esquemas de razón.

En el primer caso, el reforzador se aplica cada determinado tiempo a partir de la primera respuesta emitida por el sujeto. El intervalo puede ser fijo o variable, pero dentro de un promedio. En el segundo caso, el reforzador se aplica después de un número de respuestas, el cual también puede ser fijo o variable y sujeto a un promedio.

Este tipo de reforzamiento intermitente puede dar lugar a un número muy grande de combinaciones con los esquemas de reforzamiento básicos, clasificándose como: esquemas alternativos, conjuntivos, múltiples, interpolados, concurrentes, etc. (Ferster y Skinner, 1957). La utilización de un tipo particular de esquema tiene como efecto una alteración específica en algún parámetro de la RC (Ferster y Skinner, 1957).

Es interesante mencionar que posiblemente la técnica de condicionamiento clásico temporal sea similar a la aplicación de un esquema de intervalo en el condicionamiento instrumental; sin embargo, en el caso del condicionamiento clásico, lo que se manipula es el EI, y no la respuesta del sujeto; lo inverso sucede en el segundo caso.

Un hecho que parece privativo del condicionamiento instrumental es la posibilidad de modificar en forma regulable la intensidad de la respuesta al ser reforzada de manera diferencial; es decir, se refuerza solamente un aspecto de la respuesta (por ejemplo, la fuerza con que se acciona la palanca) de tal modo que el sujeto sólo obtiene un reforzador cuando esta característica de la respuesta es emitida.

Por último, en el condicionamiento instrumental se reconocen dos tipos de reforzamiento: positivo y negativo. El reforzamiento positivo es cualquier EI que, añadido a una situación, aumenta las probabilidades de una respuesta. Un reforzamiento negativo es la suspensión de un EI, el cual, al ser removido de una situación, aumenta las probabilidades de aparición de una respuesta específica. En esta situación, es el sujeto experimental quien remueve el EI, emitiendo respuestas operantes, de tal manera que lo que se refuerza es precisamente esta emisión, que le permite escapar o prevenir un castigo. A este tipo de aprendizaje se le denomina *condicionamiento de escape* (cuando el EI alcanza a ser aplicado) o *condicionamiento de prevención* (cuando de algún modo el sujeto prevé la aplicación, y el EI no es aplicado).

C. HABITUACIÓN

La primera ocasión en que es presentado un estímulo indiferente a un sujeto, provoca en éste una serie de respuestas, las que fueron llamadas por Pavlov "reflejo de orientación". Este tipo de reflejo tiene como principal componente conductual la tendencia del sujeto a dirigir sus telerreceptores en la dirección de donde provino el estímulo.

Si se aplica el estímulo repetitivamente en forma aislada, es decir, sin reforzarlo, el reflejo de orientación disminuirá y llegará a desaparecer. Este fenómeno de dejar de responder ante un estímulo que se repite en forma monótona, se conoce como *habituación*.

La habituación como modificación conductual, relacionada con un proceso de aprendizaje, se diferencia de cualquier otro proceso similar de disminución de una respuesta (como en la adaptación o en la fatiga) en que, en la habituación, la disminución o falta de respuesta es específica y depediente de los parámetros de la estimulación utilizada para provocarla. Por otro lado, la adaptación como fenómeno que implica una disminución de respuesta se lleva a cabo en un receptor, aun en el caso extremo de que esté aislado del sistema nervioso; en cambio, el fenómeno de habituación parece implicar y depender de una organización neural más o menos compleja. El estímulo más adecuado que produce adaptación es un estímulo continuo, lo cual no sucede en la habituación. En la fatiga, la aplicación de un estímulo menos intenso que el que produjo la fatiga de respuesta no evoca nuevamente a ésta, a diferencia de la habituación, en donde sí lo puede hacer. Puede decirse, entonces, que la habituación resulta de un proceso relacionado con el funcionamiento del sistema nervioso que implica y produce una modificación específica de la actividad conductual. Este "fenómeno", vinculado con la modificación en el funcionamiento del sistema nervioso, se llama "plasticidad".

Es posible habituar un sinnúmero de respuestas, las cuales analizaremos con detalle en los próximos capítulos. Basta recordar aquí que el procedimiento de habituación en todos los casos consiste en la aplicación repetitiva de un estímulo sin asociar un reforzamiento y, por supuesto, en la medición de una respuesta relacionada con la estimulación.

RESUMEN

1. El aprendizaje se define como una modificación conductual relacionada con una práctica y no producida por fatiga, adaptación, procesos patológicos o ingestión de sustancias.
2. El condicionamiento clásico implica una sustitución de estímulos, en la cual un estímulo que no provoca ninguna respuesta específica llega a hacerlo a través de un procedimiento de asociación con otro estímulo que sí provoca una respuesta específica.
3. En el condicionamiento instrumental, las respuestas que emite el sujeto implican una modificación en el medio, que tiene como consecuencia alterar las probabilidades de emisiones subsecuentes.
4. La habituación es un proceso de aprendizaje, en el cual la repetición monótona de un estímulo provoca la disminución de una respuesta, siendo ésta específica y dependiente de los parámetros del estímulo repetido.

ACTIVIDAD ELÉCTRICA EN EL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL

La finalidad de este capítulo es analizar la actividad eléctrica del cerebro y los sistemas reguladores de esa actividad.

A. ACTIVIDAD ELÉCTRICA ESPONTANEA

En 1875, Caton, en un artículo titulado "Las corrientes eléctricas del cerebro", describió los registros de la actividad eléctrica de ese órgano, en forma de fluctuaciones oscilantes de potenciales con una magnitud del orden de microvoltios (μv). Este descubrimiento fue confirmado años después por Neminsky, quien encontró que, en perros, las oscilaciones son más o menos rítmicas y tienen dos tipos de frecuencia.

En 1929, Hans Berger publicó los registros obtenidos en humanos, en donde observó una actividad eléctrica similar a la estudiada por Neminsky en los perros, y estableció que unas oscilaciones ocurren a frecuencias de 8-13 ciclos por segundo (cps) —"ritmo alfa"— y otras a mayor frecuencia —"ritmo beta". Al conjunto de estas oscilaciones espontáneas registradas extracranealmente, Berger las denominó *electroencefalograma* (EEG).

A partir de las investigaciones de Berger, el estudio del EEG se desarrolló, apoyado en los logros de la tecnología electrónica (figura 2.1). Así, en la actualidad se han podido identificar diferentes ritmos EEG, además del alfa y beta (figura 2.2). Schwab (1951) menciona los siguientes:

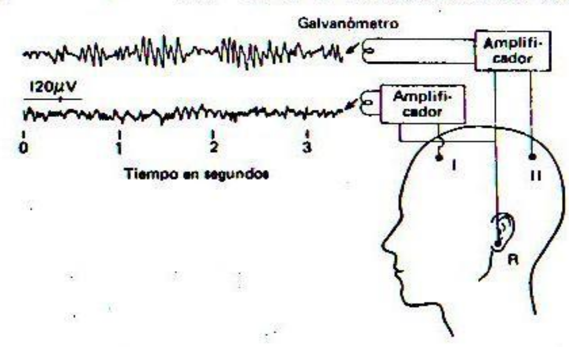


FIG. 2.1 Arreglo para registrar EEG. Las diferencias de potencial entre el electrodo frontal I y la referencia R muestran una actividad rápida y de bajo voltaje en un sujeto humano despierto y relajado. La derivación occipital II muestra al mismo tiempo una actividad más lenta y de mayor voltaje. (Tomado de Towe y Ruch, 1961.)

Ritmo	*Frecuencia*
Delta	0.5 a 3.5 cps
Theta	4 7
Alfa	8 13
Intermedio rápido	14 17
Beta	18 30
Muy rápido (gama)	superior a 30 cps

La distribución de estos ritmos en las diferentes áreas cerebrales no es igual; así, las porciones posteriores presentan con más frecuencia ritmo

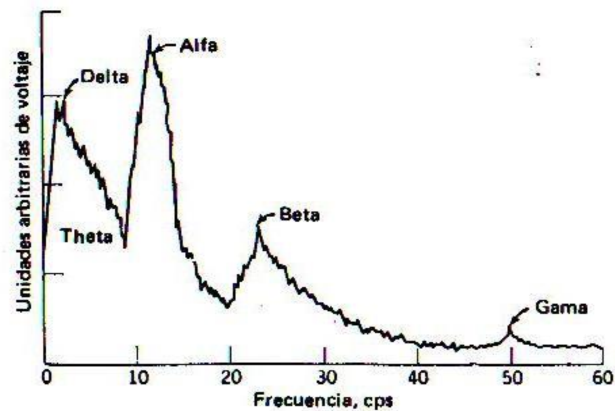


FIG. 2.2 El espectro de frecuencias de la actividad EEG. (Tomado de Morgan y Stellar, 1950.)

alfa, el cual tiende a disminuir en las porciones anteriores (Milna 1958) (figura 2.1).

Por otro lado, la actividad electroencefalográfica no es estática, dinámica, y resulta de una multitud de factores; por ejemplo, el m Berger (1929) observó que en un sujeto humano normal con los cerrados y en estado de reposo, aparecía una actividad alfa regular cambio, cuando se le aplicaba un estímulo o simplemente cuando el abría los ojos, la actividad se convertía en beta.

Rheinberger y Jasper (1937) hicieron una observación similar gatos: si el animal se encontraba relajado y aparentemente dormido registraba una actividad EEG lenta, regular y de un voltaje que oscila entre 100 a 200μv. Si se estimulaba al sujeto, aparecía un ritmo rápi (20 a 50 cps) irregular, con un voltaje de 30 a 50 μv. Este cambio denominado por los mismos autores "patrón de activación".

Este patrón de activación se presenta también durante el estado alerta, durante la atención y cuando el sujeto se prepara a hacer un m miento (Rheinberger y Jasper, 1937), por lo que también se le con como reacción de alerta, desincronización electroencefalográfica o bloq del ritmo alfa.

La desincronización electroencefalográfica se manifiesta en forma significativa en el área cortical relacionada con la modalidad del estímu aunque si éste es muy intenso, se observa una generalización a otras áre La duración de la desincronización es mayor que la del estímulo que produce, y se relaciona en forma proporcional con la intensidad del mi mo (Rheinberger y Jasper, 1937).

Otro de los factores que se relacionan con el EEG es la edad del sujeto, la cual se puede considerar como un índice de la maduración del sistema nervioso central (Milnarich, 1958).

El EEG de un recién nacido se compone de ondas muy lentas (0.5 cps) irregulares, de voltaje moderado, con ondas rápidas superpuestas A los tres meses pueden registrarse ritmos de 4-5 cps, y cuando el suje tiene un año de edad se empieza a observar una actividad de 5-8 cp Conforme el sujeto madura, la actividad EEG se vuelve más rápida de menor voltaje, de tal manera que después de los 15 años, el traz EEG está formado primordialmente por ondas de 8-13 cps, en las cond ciones mencionadas previamente.

Durante el sueño (figura 2.3), se producen cambios electroencef lográficos muy característicos, a tal grado que esto ha permitido un mej estudio de los mecanismos responsables del mismo. En las primeras etap del sueño (Milnarich, 1958), la actividad EEG es lenta y de alto volta sobre todo en las porciones anteriores del cráneo. Intercalados con actividad, aparecen trenes de ritmo alfa. Conforme el sueño es más p fundo, se empiezan a registrar ondas de mayor voltaje y al mismo ti

husos de 14 cps. Durante la siguiente fase de sueño, el registro está formado por ondas lentas (4-7 cps); sin embargo, en la siguiente fase, la actividad se vuelve de mayor frecuencia y menor voltaje, a pesar de que el sujeto siga dormido. Esta actividad desincronizada durante el sueño se ha relacionado con los ensueños y se le llama "sueño paradójico".

Otro de los factores que alteran el EEG es la actividad cognoscitiva. Kennedy y sus colaboradores (1966) informan que durante el pensamiento se registra un ritmo de 10 cps, denominado *kappa*.

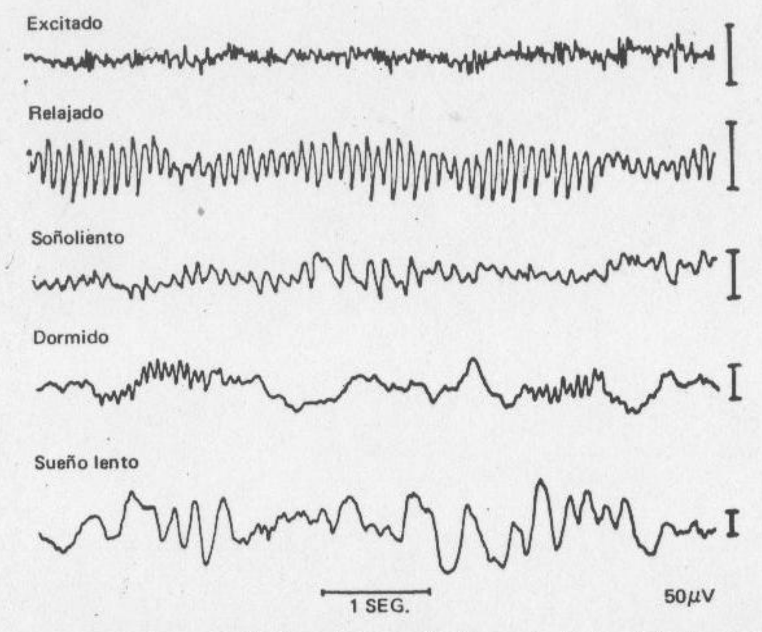


FIG. 2.3 Registros EEG durante la excitación conductual, relajación y varios niveles de sueño. (Tomado de Jasper, 1941.)

La actividad eléctrica espontánea de algunas estructuras subcorticales presenta características diferentes de la actividad EEG registrada con electrodos extracraneales. Pagano y Gault (1964) informan que los registros obtenidos con electrodos implantados en la amígdala están formados por oscilaciones de frecuencias altas (más de 30 cps) que parecen correlacionarse con el estado de alerta conductual.

Por otro lado, Green y Arduini (1954) encuentran actividad theta en el hipocampo, casi siempre relacionada con desincronización cortical. Esta actividad del hipocampo se manifiesta mediante la aplicación de un estímulo sensorial al sujeto. De la misma manera, registran desincronización hipocámpica que precede a una actividad lenta y con espigas en la corteza.

B. ACTIVIDAD ELÉCTRICA PROVOCADA

De acuerdo con Chang (1965), un potencial provocado es cualquier cambio eléctrico detectable en cualquier parte del cerebro, resultante de la estimulación de un órgano sensorial, un nervio sensorial, un punto en la vía sensorial o cualquier estructura relacionada con el sistema sensorial.

El potencial provocado difiere de la actividad espontánea en que:

a) Tiene una relación temporal, definida con el comienzo de la estimulación; en otros términos, tiene un periodo de latencia.
b) Tiene una morfología predecible, que se puede reproducir en circunstancias similares.
c) Es registrable únicamente en una área circunscrita del sistema nervioso central.

Haremos una breve revisión de las características de los potenciales provocados en algunas estructuras de la vía visual, de la auditiva y de la somática.

En general, los potenciales provocados en la corteza cerebral por la estimulación sensorial constan de dos componentes: uno de poca latencia, primario, que traduce los cambios eléctricos presinápticos y possinápticos en las estructuras corticales y que se relaciona con la vía sensorial específica; y otro, de mayor latencia, secundario, que puede registrarse en varias áreas corticales (Galambos y colaboradores, 1955; Galambos, 1958; Galambos y Sheatz, 1962) y que no depende de la vía sensorial específica. Este componente secundario resulta posiblemente de la actividad del sistema sensorial inespecífico, relacionado con la formación reticular (Brazier, 1960).

Potenciales provocados en la vía visual

De acuerdo con Chang y Kaada (1950), la respuesta cortical primaria, provocada por estimulación eléctrica del nervio óptico, tiene seis deflexiones. La primera es una pequeña onda difásica o trifásica con muy poca latencia, que posiblemente sea un artefacto de registro relacionado con la conducción electrotónica del estímulo eléctrico. Las deflexiones segunda, tercera y cuarta son positivas en la superficie y tienen forma de espigas, con latencias de 1.6-1.7 mseg, 2.7 mseg y 3.3 mseg, respectivamente; son resistentes a la acción de la novocaína, de la estricnina

y de la presión mecánica aplicada localmente sobre la corteza. Se postula (Chang y Kaada, 1950) que dichas ondas positivas resultan de la actividad en el sistema genículo-cortical. La quinta deflexión es la más grande y su magnitud varía en relación directa con la intensidad del estímulo. Esta última deflexión es muy lábil; por un tiempo corto, la anoxia la deprime, lo mismo que la aplicación superficial de novocaína y de presión mecánica. Esto permite suponer que su origen es intracortical. La sexta deflexión es negativa, de larga duración y posiblemente resulta de la actividad de las dendritas apicales; asimismo, se registra un potencial tardío, secundario, con una latencia de 70-80 mseg que puede ser observado en otras áreas corticales, además de la visual Brazier, 1960). Este potencial se ha relacionado con la actividad del sistema sensorial inespecífico.

El registro de potenciales provocados en el cuerpo geniculado lateral mediante estimulación del nervio óptico está formado por dos componentes principales (Bishop y O'Leary, 1942): el primero comprende los potenciales de acción que se propagan a lo largo del tracto óptico y activan las neuronas del cuerpo geniculado lateral, originando el segundo componente, que es un potencial postsináptico. Estos componentes presináptico y postsinápticos, registrados con respecto a un electrodo indiferente, se manifiestan como deflexiones positivas en la porción anterior del cuerpo geniculado lateral, y como negativas en la porción posterior del mismo. La morfología del potencial presináptico se modifica en relación con la posición del electrodo; así, cuando éste penetra en la capa celular del cuerpo geniculado lateral, se vuelve difásico, y trifásico cuando el electrodo pasa por el tracto óptico.

Potenciales provocados en la vía auditiva

En la corteza auditiva con un electrodo superficial, se registra un potencial con una latencia de aproximadamente 8 mseg, provocado por un sonido intenso (Brazier, 1960). La latencia del potencial guarda una relación inversa con la intensidad del estímulo. Este potencial presenta una primera fase positiva que representa la suma algebraica de los impulsos que vienen a la corteza cerebral desde el cuerpo geniculado medial (Brazier, 1960). La segunda fase es negativa y refleja la despolarización de las neuronas corticales.

Cuando pudieron efectuarse registros en "animales crónicos" (es decir, no anestesiados y conductualmente activos) se observó, además de los dos componentes anteriormente descritos, un potencial tardío secundario, que no depende de la integridad de las vías auditivas específicas, sino de la actividad del llamado sistema inespecífico o polisensorial.

La investigación de los potenciales registrados en las primeras porciones de la vía auditiva (por ejemplo, en la ventana redonda) despertó mucho interés, debido a que los primeros componentes pueden registrarse en animales muertos y sólo traducen las características de los receptores (transductores) auditivos. Esto es lo que se conoce como *componente microfónico* (M). Las ondas que siguen a este microfónico coclear se conocen como deflexiones N1 y N2 y representan los cambios eléctricos en el nervio auditivo y en la primera neurona de la vía sensorial.

Potenciales provocados en la corteza somática

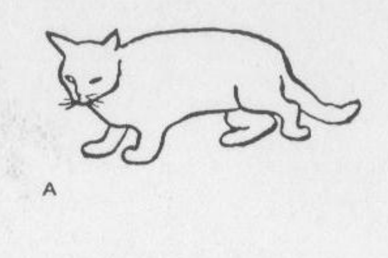
Uttal y Cook (1964) registraron un potencial en la corteza cerebral somática, provocado por la estimulación del nervio mediano en humanos. Este potencial consta de tres ondas; las primeras dos son positivas y de corta latencia, con una duración de 6.4-9.6 mseg para la primera y de 16.0-19.2 mseg para la segunda. La tercera onda es trifásica, negativa-positiva-negativa, con una latencia para el primer pico negativo de 88-135 mseg, para el positivo de 135 a 200 mseg y para el segundo pico negativo de 209 a 385 mseg.

C. SISTEMAS REGULADORES DE LA ACTIVIDAD ELÉCTRICA ESPONTÁNEA Y PROVOCADA

En 1935, Bremer descubrió que la sección del tallo cerebral a nivel intercolicular en gatos provoca que el animal manifieste los signos conductuales y electroencefalográficos característicos del sueño. La aplicación de estímulos sensoriales no logra despertar al animal, y su actividad electroencefalográfica permanece lenta, sincrónica y de alto voltaje. A esta preparación, Bremer la llamó "cerveu isolé". En cambio, si el corte se hace a nivel del primer segmento cervical ("encephale isolé"), el animal no presenta signos de sueño, sino que mantiene un estado de alerta conductual y su actividad electroencefalográfica es rápida y de bajo voltaje (figura 2.4).

En 1949, Moruzzi y Magoun, al estimular la formación reticular medial bulbar y del tegmento mesencefálico, observaron que la actividad electroencefalográfica se desincroniza, obteniéndose un ritmo rápido y de bajo voltaje, semejante al patrón de activación de Rheinberger y Jasper (1937). La frecuencia de estimulación óptima para obtener este efecto era de 100 a 300 cps y, aparentemente, la activación se generalizaba a toda la corteza, aunque era más pronunciada en el hemisferio ipsilateral. Si la estimulación se aplica con frecuencias bajas, se produce el cuadro opuesto,

Corteza cerebral
Cerebelo
Aferentes
Colaterales
Tálamo
Subtálmo
e hipotálamo
Mesencéfalo
Bulbo
Sistema reticular ascendente del tallo cerebral
Protuberancia





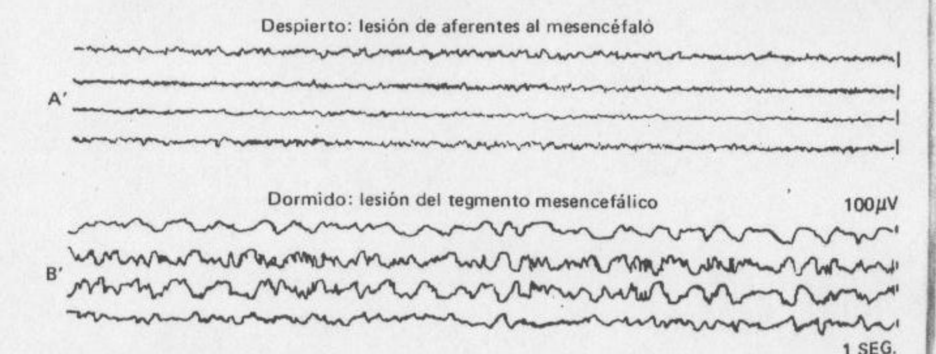


FIG. 2.4 Arriba: **corte sagital de un cerebro de gato. Se muestran las regiones asociadas con la reacción de alerta.** Abajo: **conducta típica y EEG de gatos con una lesión mesencefálica que separa el tegmento (A y A'), y con una lesión en el tegmento (B y B'). El gato B está continuamente dormido o comatoso. (Tomado de Towe y Ruch, 1961.)**

es decir, sincronización electroencefalográfica (Favale y colaboradores, 1959).

El descubrimiento de Moruzzi y Magoun, de un sistema que al ser estimulado con alta frecuencia provocaba una alteración en el EEG semejante a la observada durante la vigilia, aunado al hecho de que esta activación cursara por un sistema independiente al de las vías sensoriales específicas, los llevó a denominarlo "sistema reticular activador ascendente", cuyo funcionamiento parece incrementar la reactividad cortical (Moruzzi y Magoun, 1949).

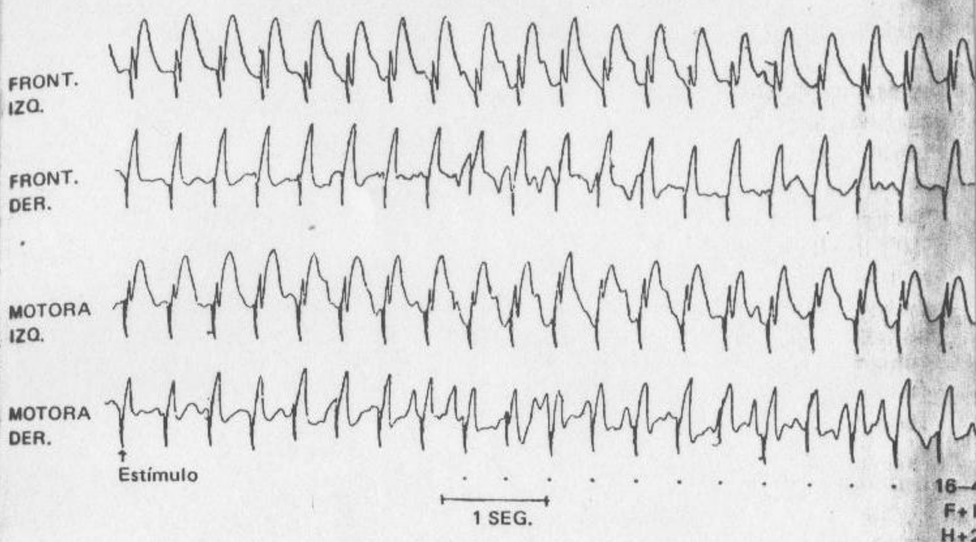


FIG. 2.5 Actividad de las cortezas motora y frontal de un gato anestesiado con nembutal, al estimular su tálamo con una frecuencia de 2.4 cps. (Tomado de Jasper, 1949.)

Por otro lado, los estudios de Dempsey y Morison (1942), en los que se descubrió que la estimulación de los núcleos talámicos mediales produce una actividad electroencefalográfica lenta y de alto voltaje, semejante a la observada en la preparación "cerveu-isolé" de Bremer, sugieren que la porción talámica del sistema polisensorial produce un decremento de la reactividad cortical. En estas estructuras también se observa que la frecuencia de estimulación es muy importante, ya que a bajas frecuencias se produce sincronización y a altas frecuencias se presenta desincronización. Los efectos producidos por la estimulación talámica son exclusivos de algunas áreas; así, Jasper (1949) describió que la actividad sincronizada de la corteza cerebral no era alterada por la estimulación de los núcleos talámicos relacionados con los sistemas sensoriales específicos. En cambio, era alterada por estimulación en la región intralaminar talámica, la que con frecuencias mayores de 50 cps producían desincronización electroencefalográfica, y con frecuencias bajas sincronización (figura 2.5).

Una de las objeciones importantes a estos resultados se origina por la falta de datos anatómicos precisos que indiquen una proyección de los núcleos talámicos del sistema polisensorial a la corteza cerebral; sin embargo, estas conexiones, que parecen "muy difusas", se advierten al estimular eléctricamente dichos núcleos, obteniéndose potenciales provocados en casi todas las áreas corticales. Estos potenciales, que son negativos cuando

el electrodo de registro está colocado en la superficie, siguen la frecuencia de estimulación y aparecen con una latencia de 20-35 mseg. Son más evidentes en la corteza homolateral y más fácilmente provocados por frecuencias bajas de estimulación de entre 5 a 15 cps (Dempsey y Morison, 1942; Morison y Dempsey, 1942; Jasper, 1949).

Entonces, puede decirse que, aparentemente, hay un sistema que tiende a aumentar la actividad (facilitación) de las neuronas del sistema nervioso central, que es el sistema activador ascendente formado principalmente por la formación reticular mesencefálica, que parece tener una acción tónica sostenida (Sharpless y Jasper, 1956) producida posiblemente por una serie de estímulos iterativos constantes, como la concentración sanguínea de O_2 o de CO_2 de glucosa y de algunas hormonas y otro sistema (talámico difuso) que parece actuar de manera fásica (Sharpless y Jasper, 1956), siendo sus efectos más restringidos que los de la formación reticular, y que tiende a disminuir (inhibir) la actividad de las neuronas del sistema nervioso central.

Este tipo de influencias facilitatorias o inhibidoras también se han estudiado en relación con la actividad eléctrica provocada; por ejemplo, la estimulación eléctrica de la formación reticular inhibe el componente secundario del potencial, provocado en la corteza por la estimulación talámica (Jasper, 1949). Esta inhibición ha sido demostrada en la onda secundaria del potencial provocado en el núcleo gracilis, en el cuerpo geniculado lateral (Hernández-Peón y colaboradores, 1956a) y en las vías auditiva y esplácnica visceral (Hernández-Peón, 1955).

El efecto inverso se observa consecutivamente a la lesión de la formación reticular mesencefálica. La onda secundaria del potencial provocado en el núcleo sensorial del trigémino aumenta, permaneciendo inalterada la onda presináptica (Hernández-Peón, 1955; Hernández-Peón y colaboradores, 1956a). De la misma manera, la lesión de la formación reticular rostropontina induce un gran aumento en los potenciales provocados en la corteza cerebral por la estimulación eléctrica de los núcleos talámicos (Demetrescu y colaboradores, 1965).

Recientemente se han descrito datos que indican que otras estructuras cerebrales también participan en la modulación de la reactividad cortical y sensorial. Clemente y sus colaboradores (1959) descubrieron que la estimulación eléctrica de la corteza cerebelosa inhibe los potenciales provocados registrados en la médula espinal a nivel C2 y C3 por estimulación eléctrica de los nervios safeno, ciático y esplácnico.

Demetrescu y sus colaboradores, 1965, y Demetrescu, 1967, informaron que la lesión del núcleo caudado induce un aumento en los potenciales provocados en la corteza cerebral por la estimulación eléctrica del tálamo, lo que sugiere que el núcleo caudado (NC) tiene una acción inhibidora. La lesión conjunta del NC y de la formación reticular (FR) rostropontina

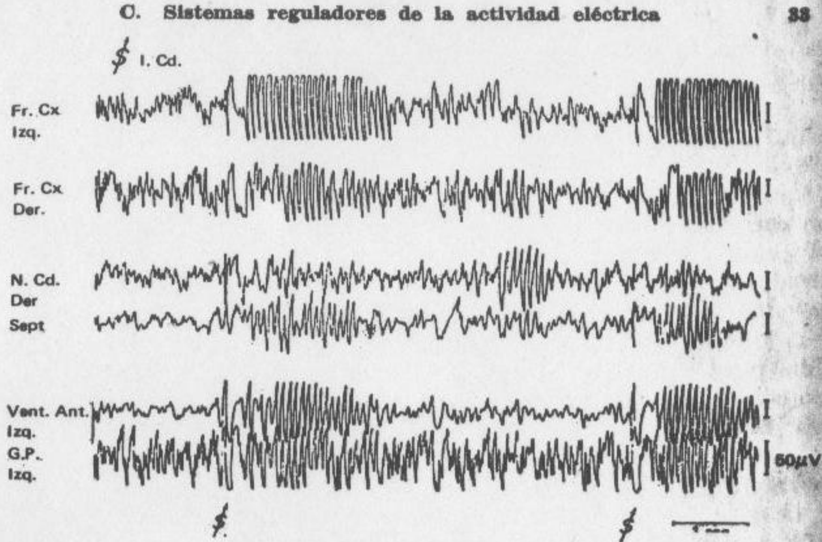


FIG. 2.6 La estimulación del núcleo caudado (70 volts, 0.01 mseg. de duración y 5 seg. de intervalo) provoca la aparición de usos en la corteza. S I. Cd.: estimulación del núcleo caudado izquierdo; Sept.: septum; Vent.: Ant. núcleo ventral anterior del tálamo; G.P.: Globus pallidus; Fr. Cx circunvolución sigmoidea anterior. (Tomado de Buchwald y colaboradores, 1961.)

hace que la magnitud del potencial sea mayor. Los potenciales provocados en la corteza cerebral mediante la estimulación visual, auditiva o somática sufren un decremento por estimulación previa del NC; en cambio, la estimulación previa de los núcleos talámicos de la línea media incrementan la magnitud de los mismos potenciales provocados (Demetrescu y Demetrescu, 1962). Esto sugiere que el NC forma parte de un sistema que se opone al sistema facilitador talámico reticular (Demetrescu y colaboradores, 1965).

Krauthamer y Albe-Fessard (1963) encontraron que la estimulación eléctrica de la porción dorsolateral de la cabeza del NC inhibe los componentes secundarios de los potenciales provocados por estimulación auditiva, visual o somática. Este efecto inhibidor tiene un máximo de 30 a 50 mseg después de la estimulación y persiste durante 130 a 150 mseg. No se observa el mismo efecto por la estimulación del putamen, del claustro o de la porción medial de la cabeza del NC. La estimulación efectiva del NC no altera los componentes primarios de dichos potenciales. El efecto inhibitorio sobre la magnitud de los potenciales provocados por la estimulación eléctrica del NC es bloqueado al inyectar pequeñas cantidades de estricnina intravenosa (Krauthamer, 1963).

El hecho de que la inhibición por la estimulación del NC sólo afecte los componentes secundarios de los potenciales provocados por estimula-

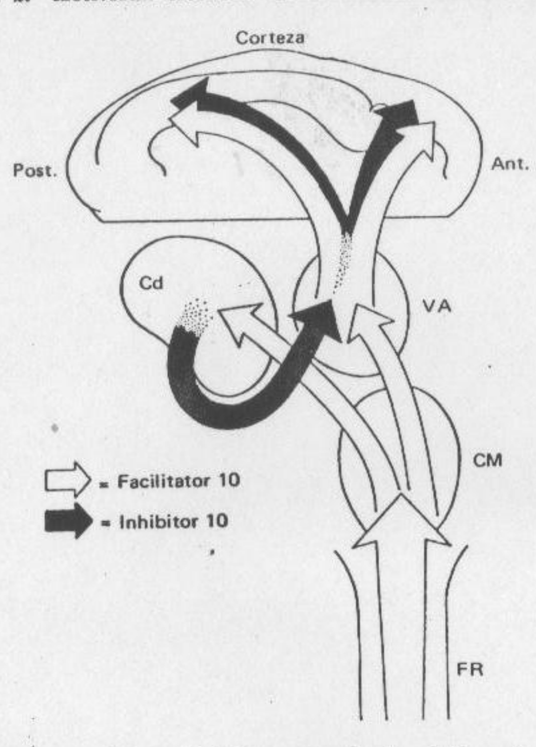


FIG. 2.7 "Circuito del caudado" mostrando las influencias facilitadoras e inhibidoras entre sus componentes. Cd.: núcleo caudado; V.A.: núcleo ventral anterior; C.M.: núcleo centro mediano; R.F. formación reticular. (Tomado de Buchwald y colaboradores, 1961.)

ción sensorial, sugiere que su acción se enfoca sobre el sistema sensorial inespecífico; además, como esta acción se bloquea por la estricnina, probablemente se trata de una inhibición postsináptica.

Datos de la existencia de conexiones del sistema polisensorial con el NC se muestran en las investigaciones de Kaji y colaboradores (1968), quienes descubrieron que la estimulación a baja frecuencia del tálamo (núcleos intralaminares) provoca una respuesta eléctrica en el NC, que consta de dos componentes: uno grande y el otro más reducido, con signo positivo. Dichos investigadores encontraron además que el componente mayor se suprime por la estimulación con alta frecuencia de la FR mesencefálica.

Por otro lado, Johnson (1961) informó que fibras del núcleo dorsomedial del tálamo van al núcleo ventral anterior, al núcleo reticular y al NC; también el núcleo centromediano manda fibras al NC. El núcleo dorsoventral lateral del tálamo se proyecta a los núcleos mediales e

intralaminares del tálamo, y éstos a su vez al NC. De esta manera, se establece una conexión directa entre el tálamo dorsal y el NC a través del núcleo reticular (Johnson, 1961).

El NC se conecta también con la corteza cerebral (Butkhuzi, 1965; Rocha-Miranda, 1965). Buchwald y colaboradores (1961a, 1961b, 1962, 1964), Heuser y colaboradores (1961) y Horvath y colaboradores (1964) descubrieron que la estimulación del NC provoca respuestas en forma de huso en la corteza cerebral (figura 2.6). Estos cambios eléctricos son de baja frecuencia y de alto voltaje. La estimulación del NC sostenida a bajas frecuencias, provoca una sincronización cortical; en cambio, si el estímulo es de alta frecuencia, la actividad cortical se desincroniza.

Los husos corticales producidos por la estimulación del NC son inhibidos por la estimulación previa con alta frecuencia de la FR mesencefálica, del hipocampo, del globus pallidus, de los campos de Forell, del núcleo centromediano y del cuerpo geniculado lateral (Buchwald y colaboradores, 1961a, 1961b, 1962; Heuser y colaboradores, 1961). La lesión del núcleo ventral anterior talámico anula los husos corticales (Heuser y colaboradores, 1961). Se ha postulado (Heuser y colaboradores, 1961) la existencia de un circuito núcleo centromediano-núcleo caudado-núcleo ventral anterior, que interviene en la producción de los husos y que inhibe a la formación reticular (figura 2.7). Sin embargo, en otras investigaciones (Laursen, 1961a, 1961b) estos resultados no se confirmaron.

RESUMEN

1. La actividad eléctrica espontánea del cerebro consiste en oscilaciones eléctricas que se han categorizado como ritmos, dependiendo de su frecuencia y voltaje. Estos ritmos sufren variaciones, que dependen del lugar de registro y de la situación conductual del sujeto.

2. La actividad eléctrica provocada se refiere a los cambios eléctricos detectables que guardan una relación muy estrecha con una estimulación previa y que tienen una morfología específica. Los potenciales provocados en la corteza cerebral tienen varios componentes: primero, uno relacionado con la actividad presináptica, seguido de otro componente postsináptico y una onda secundaria de gran latencia, asociada con la actividad del sistema polisensorial.

3. Existen varios sistemas neuronales que modulan la actividad eléctrica espontánea y provocada en el sistema nervioso. Los más importantes son:

- La formación reticular del tallo cerebral
- La formación reticular talámica.
- El núcleo caudado.

sensorial específico activado (Jasper y Cruikshank, 1937). Si se continúa la estimulación sensorial sin asociarla con algún otro estímulo que active un mecanismo sensorial fundamental para la supervivencia del animal, se observará que el patrón de activación se empieza a restringir a las áreas corticales específicas más directamente relacionadas con la modalidad del estímulo, para en seguida dejar de presentarse aun en estas áreas (Apelbaum y colaboradores, 1959); Morrell y Morrell, 1960; Apelbaum y colaboradores, 1960). En esta situación, la aplicación del estímulo ya no provoca desincronización electroencefalográfica; sin embargo, en esta condición de falta de respuesta, ésta reaparece por la aplicación de otro estímulo sensorial de modalidad distinta al primero o simplemente que difiera en alguno de los parámetros de este último (Sharpless y Jasper, 1956). Apelbaum y sus colaboradores obtuvieron (1959, 1960), en gatos con electrodos crónicamente implantados en la corteza somatosensorial, desincronización electroencefalográfica al aplicar un tono de 200 cps; después de varias repeticiones del mismo tono, el EEG dejaba de desincronizarse. Este efecto se generalizaba a estímulos muy similares, es decir, a tonos de frecuencias parecidas al de 200 cps; sin embargo, la aplicación de un tono con frecuencia relativamente alejada del de 200 cps provocaba bloqueo del ritmo alfa. El margen de frecuencias que no provocan desincronización se puede extender mediante la aplicación del mismo proceso de repetición de estímulos para frecuencias cada vez más alejadas de la original (Apelbaum y colaboradores, 1959).

Sharpless y Jasper (1956) estudiaron, en gatos con electrodos crónicamente implantados, la habituación de la reacción de alerta o del despertar (bloqueo del ritmo alfa) ante diferentes manipulaciones de estímulos. Descubrieron que la repetición de un mismo tono a un animal dormido, que inicialmente producía una reacción del despertar muy duradera, dejaba de hacerlo después de 20 a 30 aplicaciones. El fenómeno se desarrolla incluso utilizando intervalos de varios minutos entre las presentaciones del estímulo, y puede persistir por horas y aun días. Esta habituación es específica para el tono empleado, y más todavía para el patrón de estimulación, ya que si se aplica durante 4 segundos una serie de tonos que varíe en su frecuencia en forma ascendente y se repite la presentación hasta lograr la habituación de la reacción del despertar, bastará con cambiar el patrón (presentarlo en forma descendente) para provocar nuevamente la reacción del despertar.

Estos autores describen la existencia de dos tipos de reacción de alerta: una, de corta latencia y de pequeña duración (reacción fásica), y otra, de mayor latencia y de larga duración, que persiste por un tiempo considerable después del término de la estimulación (reacción tónica).

La reacción tónica es más susceptible de habituarse; en cambio, la fásica es más resistente. La habituación de la reacción de alerta no depende de cambios relacionados con el sistema auditivo específico, puesto que es posible seguir registrando potenciales provocados en la corteza auditiva específica, al mismo tono que por haberse repetido varias veces ya no provoca la desincronización EEG generalizada (Sharpless y Jasper, 1956).

La especificidad de la habituación a una determinada frecuencia es inafectada por la ablación completa de todas las áreas corticales auditivas y estructuras corticales adyacentes; en cambio, la discriminación entre patrones tonales puede ser abolida por esta destrucción cortical (Sharpless y Jasper, 1956).

Se ha postulado (Sharpless y Jasper, 1956) que la reacción de alerta tónica está relacionada y mediada por las porciones inferiores del sistema reticular ascendente, que es capaz de habituarse selectivamente para una modalidad de estimulación sensorial.

Además de la habituación relacionada con el bloqueo del ritmo alfa, se ha informado (John y Killam, 1959) de un proceso similar en el caso de las respuestas de reclutamiento. Así, las primeras aplicaciones de un tren de destellos con una frecuencia de 10 cps provocan respuestas en forma de potenciales que siguen la frecuencia de estimulación; si el tren se repite un número suficiente de veces de manera aislada, estas dejan de presentarse.

Por otro lado, la actividad de algunas estructuras subcorticales parecen seguir el mismo proceso; por ejemplo, Green y Arduini (1954) encontraron que la actividad theta del hipocampo puede desaparecer ante la repetición monótona del mismo estímulo.

Actividad provocada durante la habituación

Existen múltiples investigaciones relacionadas con el estudio de la habituación, en las cuales se ha empleado la técnica de registro de potenciales provocados.

Se ha supuesto que un aumento en la magnitud de un potencial provocado, registrado con un macroelectrodo, refleja un incremento correlativo de la actividad neuronal; asimismo, una disminución de esta actividad se refleja en un decremento del potencial. En realidad, no hay datos que comprueben suficientemente esta suposición. De acuerdo con John y sus colaboradores (1964), un "macropotencial" representa la suma de potenciales lentos de un gran número de dendritas en un espacio de tres dimensiones; por tanto, puede reflejar alguna irregularidad estadística resultante de un promedio espacial. La actividad unitaria observada por un microelectrodo no necesariamente manifiesta estas propiedades de promedio; por ende, puede no tener relación con el macropotencial.

Jasper y sus colaboradores (1960) encontraron que, en condiciones de excitación o de inhibición de la corteza cerebral, la actividad unitaria no parece relacionarse en forma simple con dicha condición.

Buchwald y sus colaboradores (1965), al efectuar registros con microelectrodos, describieron cambios de la actividad unitaria durante un proceso de condicionamiento, sin hallar cambios en la actividad electroencefalográfica registrada con macroelectrodos en las mismas estructuras; sin embargo, Albe-Fessard y sus colaboradores (1960a, 1960b) describieron cierta relación entre cambios en la actividad unitaria del NC, ante la estimulación sensorial y los macropotenciales registrados en las mismas condiciones.

Gogolak y sus colaboradores (1968) informaron que la descarga de neuronas en el septum del conejo está relacionada con la actividad theta del hipocampo, registrada con macroelectrodos.

La serie de investigaciones anteriormente mencionadas indica que la actividad unitaria puede o no tener una relación directa con las características de los macropotenciales; probablemente, las divergencias radican en la utilización de diferentes procedimientos de análisis. Así, John y sus colaboradores (1964) llegaron a la conclusión de que para establecer la existencia y las características de la relación entre la actividad unitaria y los macropotenciales de una determinada área, es necesario emplear procedimientos de análisis más completos; por ejemplo, hacer el análisis del promedio de descarga de un grupo de células o de una sola en relación al tiempo. Podría aumentarse esta conclusión, diciendo que el análisis deberá plantearse en términos de una manipulación estadística que permita el estudio de la actividad de una muestra neuronal en base a una consideración espacio-temporal. (Ver capítulo 4.)

A pesar de la incertidumbre acerca de la relación precisa entre la actividad neuronal unitaria y las características de los macropotenciales, se acepta a manera de hipótesis de trabajo, que permite continuar el análisis de los cambios conductuales, que una mayor magnitud de los macropotenciales produce un incremento de la actividad neuronal, y viceversa.

La repetición del mismo estímulo en la misma situación ambiental va seguida de una falta de respuesta somática y vegetativa (habituación) que se correlaciona con una disminución de los macropotenciales provocados. Este fenómeno de habituación se lleva a cabo en prácticamente todos los sistemas sensoriales específicos hasta hoy estudiados (Hernández-Peón, 1960).

Brust-Carmona y Hernández-Peón (1959) describieron que los potenciales provocados en la médula espinal por la estimulación eléctrica cutánea de baja intensidad (esta intensidad aplicada a un humano le produciría una sensación "táctil") disminuyen con la repetición monótona del mismo estímulo.

Hernández-Peón y sus colaboradores (1958) observaron que en gatos con macroelectrodos crónicamente implantados en la cinta óptica, en el cuerpo geniculado lateral, en la corteza visual y en la FR mesencefálica, la aplicación aislada de destellos produce los potenciales provocados típicos de estas regiones; sin embargo, la repetición de los mismos destellos a intervalos de 5 a 8 segundos va seguida de una disminución de la magnitud de dichos potenciales en todas las regiones mencionadas, excepto en la primera. También Macabar y sus colaboradores (1963) y Hall (1968) observaron una disminución en los potenciales provocados en la corteza visual de ratas mediante la repetición de un estímulo luminoso.

Hernández-Peón y sus colaboradores (1957a) obtuvieron un decremento significativo de los potenciales provocados ante estimulación sonora repetitiva en el núcleo coclear, en la corteza auditiva (Hernández-Peón, 1960). Gershuni y sus colaboradores (1960) registraron decrementos de potenciales provocados en la misma situación en toda la vía auditiva, incluso a partir de la primera neurona de ésta. Este hecho indica que el fenómeno de habituación se puede iniciar a partir del mismo receptor, modulando de esta manera la entrada sensorial a estímulos de acuerdo con su significado. Existen datos para pensar que esta disminución a partir del receptor se relaciona con activación de mecanismos pararreceptores.

Sin embargo, los estudios de Worden y Marsh (1963), de Marsh y Worden (1964), de Hall (1968) y de Wickelgren (1968) indican que una disminución significativa de potenciales auditivos sólo puede ser registrada en el cuerpo geniculado medial y en la corteza auditiva, pero no en el núcleo coclear, ni oliva superior, ni en el colículo inferior. Todos los autores coinciden en que el mayor decremento se observa en el componente secundario de los potenciales corticales (Hernández-Peón y colaboradores, 1958; Hernández-Peón, 1960; Key, 1965; Hall, 1968; Wickelgren, 1968).

Los datos de que la habituación es más rápida en el sistema polisensorial (relacionado con FR) que en los sistemas sensoriales específicos, que la habituación se lleve a cabo aun en animales decorticados (Brust-Carmona y Hernández-Peón, 1959), que el componente secundario de los potenciales sea el más lábil y que en animales anestesiados sea imposible observar este proceso (Brust-Carmona y Hernández-Peón, 1959) sugieren que el sistema polisensorial, principalmente la FR, tenga un papel preponderante en el proceso de la habituación (figura 3.1). Evidencias más directas que apoyan esta hipótesis son que la lesión de la formación reticular protuberancial suprime la habituación del nistagmus postrotatorio (Brust-Carmona, 1958); que la lesión de la FR mesencefálica suprime la habituación de potenciales provocados en el núcleo sensorial del trigémino por estimulación del nervio infraorbitario (Hernández-Peón, 1955) y en el núcleo coclear por estimulación auditiva (Bach, Rita y colaboradores, 1961). En contraste, la estimulación de esta estructura produce un efecto opuesto (Hernández-Peón y colaboradores, 1957b; Bach, Rita y colaboradores, 1961).

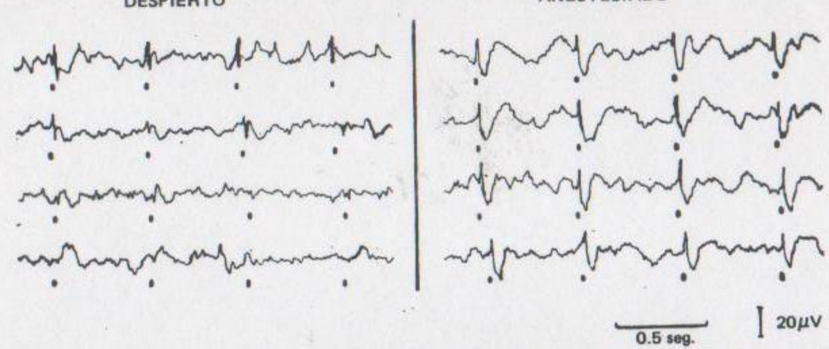


FIG. 3.1 Potenciales del quinto núcleo espinal sensorial, provocados por un estímulo táctil repetido regularmente. La columna izquierda muestra el desarrollo de la habituación. La columna derecha muestra los potenciales provocados por el mismo estímulo poco después de anestesiar al gato con pentobarbital. (Datos de Hernández-Peón.)

Un hecho aparentemente contradictorio es que la estimulación eléctrica experimental de la FR produce una disminución de potenciales provocados, mientras que éstos aumentan durante la reacción del despertar, que también implica una activación de esta misma estructura. Esto sugiere que la estimulación eléctrica experimental actúa en forma indiferenciada, mientras que la activación "natural" tiene un efecto específico que produce un aumento en la magnitud de los potenciales provocados por estimulación "significativa" para el sujeto, inhibiendo a los potenciales provocados por estimulación no significativa. Esto se pone de manifiesto en los estudios de Hernández-Peón y colaboradores (1956b; 1957b; 1959; 1961a; 1961b) y Palestini y colaboradores (1959), quienes encontraron que los potenciales provocados en la vía visual, en el núcleo coclear, en el bulbo olfatorio, en el núcleo espinal sensitivo del trigémino, en la columna lateral de la médula espinal y en la FR disminuyen de magnitud si el sujeto pone "atención" a un estímulo distinto del aplicado.

En estudios realizados en humanos, Satterfield (1965) informó haber encontrado un aumento en la magnitud de los potenciales provocados en la corteza cerebral por la estimulación auditiva cuando el sujeto atiende al estímulo. Spong y sus colaboradores (1965) estudiaron un fenómeno de atención selectiva en humanos, aplicando estímulos fóticos y sonoros en forma simultánea y pidiéndole al sujeto que atendiera a unos y otros de manera alternativa. De este modo, observaron un aumento en el potencial cortical provocado por el estímulo que el sujeto atendía con una disminución simultánea del potencial ante el estímulo no atendido.

Una de las características fundamentales de la habituación es que constituye un fenómeno reversible; es decir, variaciones de las condiciones de estimulación producen la reaparición de la respuesta previamente

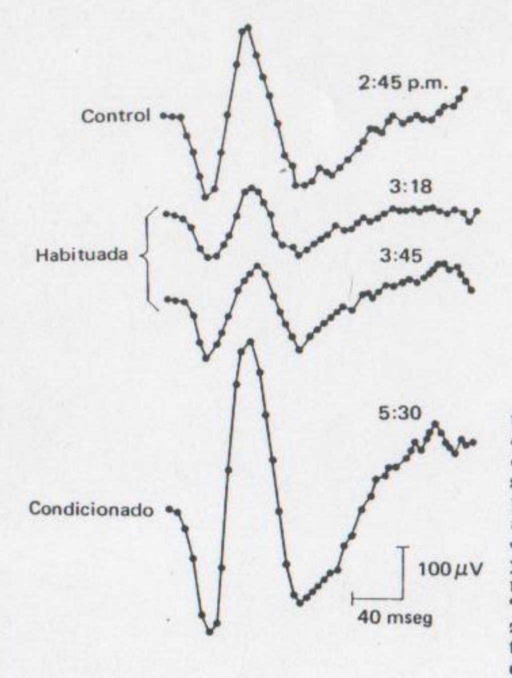


FIG. 3.2 Potenciales provocados por un "click", promediados mediante una computadora. Registros bipolares de la corteza temporal del mono. En una situación control, el estímulo novedoso provoca una respuesta de magnitud apreciable (primer trazo). La repetición monótona del estímulo (segundo y tercer trazos) hace disminuir la magnitud del potencial. La asociación del "click" con un reforzador (último trazo) incrementa notablemente la magnitud del potencial provocado. (Tomado de Galambos y Sheatz, 1962.)

habituada (deshabituación). Esto indica que el proceso de la habituación resulta de un cambio plástico reversible del sistema nervioso, y no como resultado de "fatiga" o adaptación.

La deshabituación se logra:

a) Dejando de estimular al sujeto durante un periodo relativamente largo (Hernández-Peón y colaboradores, 1957a).
b) Aplicando una estimulación repentina de mayor intensidad (Hernández-Peón y colaboradores, 1957a) y otro estímulo sensorial de mayor "significado".
c) Asociando el estímulo iterativo con otro estímulo incondicionado (Galambos, 1958; Palestini y colaboradores, 1959; Hernández-Peón, 1959; Hernández-Peón, 1960). (Véase figura 3.2.)
d) Lesionando el tegmento mesencefálico (Hernández-Peón y colaboradores, 1956a, 1957a).
e) Anestesiando al sujeto (Brust-Carmona y Hernández-Peón, 1959).

Actividad unitaria durante la habituación

Existen investigaciones en las cuales se ha tratado de relacionar el proceso de habituación con cambios en la actividad unitaria.

Jasper y sus colaboradores (1960) hicieron registros mediante microelectrodos de unidades neuronales de la corteza cerebral durante la repetición monótona del mismo estímulo. Observaron que la actividad en algunas neuronas decrece, mientras que en otras no hay cambios aparentes.

En conejos anestesiados con uretano y pentobarbital sódico, Horn y Hill (1964) registraron, mediante microelectrodos, la actividad de unidades del tallo cerebral y observaron que la aplicación repetitiva de estímulos sensoriales con intervalos de hasta 2 segundos provocaron la desaparición o la disminución de las descargas neuronales. En cambio, la aplicación de un estímulo nuevo en esta situación pudo hacer que las neuronas descargaran nuevamente. De manera consecutiva a la suspensión de la estimulación, las neuronas previamente habituadas volvieron a responder, si bien se observaron otras que no se recuperaron.

Buchwald y sus colaboradores (1965) encontraron que la actividad unitaria registrada en el cuerpo geniculado medial y en el núcleo ventral posterolateral disminuye en el proceso de habituación. El mismo registro en el núcleo anterior ventral no ofrece cambio.

RESUMEN

1. El fenómeno de habituación electrofisiológica implica la desaparición o la reducción de una respuesta eléctrica mediante la repetición monótona del mismo estímulo.
2. El proceso se ha podido observar mediante el registro de la actividad espontánea (EEG), los potenciales provocados o la actividad unitaria.
3. La habituación se manifiesta tanto en las estructuras corticales, como en las subcorticales, en la vía sensorial específica y en la inespecífica. Todavía se discute a qué nivel de la vía específica se empieza a manifestar el fenómeno. Existen pruebas que indican que es a nivel de la primera neurona.
4. Las estructuras corticales parecen no regular el proceso de la habituación, pero sí el sistema polisensorial en particular relacionado con la FR.
5. La habituación es un fenómeno plástico del sistema nervioso en cuanto que:

a) Depende de los parámetros del estímulo repetitivo y específico para éste.
b) Tiene cierta permanencia temporal.
c) Desaparece mediante el empleo de procedimientos de deshabituación.

B. CAMBIOS ELECTROFISIOLÓGICOS DURANTE EL CONDICIONAMIENTO CLÁSICO Y EL CONDICIONAMIENTO INSTRUMENTAL

Actividad espontánea durante los condicionamientos clásico e instrumental

Un primer estudio de los cambios de la actividad eléctrica del cerebro durante la asociación temporal de dos estímulos (condicionamiento) fue realizado en 1935 por Durup y Fessard. Estos investigadores estudiaron los registros de la desincronización electroencefalográfica en humanos, provocada por la estimulación fótica. Para hacer el registro permanente de la actividad electroencefalográfica del sujeto, utilizaron una cámara fotográfica que era activada momentos antes de aplicar el estímulo fótico. Después de varias fotografías, observaron que bastaba el ruido de la cámara al activarse, para producir los mismos cambios en el registro del EEG, antes privativo de la luz.

Este descubrimiento accidental indicó que la actividad del EEG puede condicionarse si se emplea el procedimiento clásico o pavloviano. Esta observación ha sido confirmada en innumerables investigaciones (Galeano, 1963). Por ejemplo, Morrell (1958), al trabajar con monos, asociaba una luz (estímulo incondicionado) que producía una desincronización del EEG, con un tono (estímulo condicionante) que no la producía. Este investigador encontró que después de varios apareamientos, bastaba aplicar el tono para producir el bloqueo del ritmo alfa. Beck y sus colaboradores (1958) hallaron resultados semejantes en gatos al asociar un sonido con un choque eléctrico. Iwawa (1950), en estudios realizados en humanos, observó que consecutivamente a varias asociaciones del sonido de un metrónomo con una luz que aparecía 20 segundos después de aplicado el sonido (EG), éste era capaz de producir la desincronización del EEG, que antes de las asociaciones sólo era producida por la luz; esta desincronización se presentaba con un retardo de 20 segundos, es decir, con el mismo intervalo utilizado en las asociaciones.

En otros estudios (Kogan, 1960; Rusinov, 1960) se informó que la desincronización del EEG generalizada a toda la corteza cerebral, situación que ocurre con las primeras asociaciones, se va localizando a las áreas corticales específicas a medida que el proceso de condicionamiento continúa (figura 3.3). El condicionamiento del bloqueo del ritmo alfa sigue las mismas leyes que el condicionamiento conductual (Galeano, 1963). Así, en el proceso de extinción, la desincronización producida por el EC deja de aparecer e incluso se transforma en hipersincronización del EEG cuando la extinción es completa (Kogan, 1960). Esta hipersincronización también se generaliza a toda la corteza cerebral.

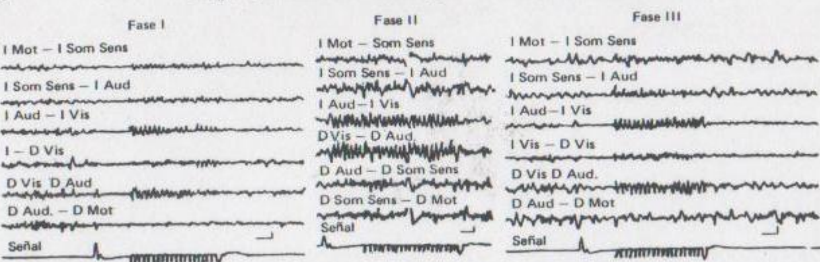


FIG. 3.3 Efectos del condicionamiento cortical sobre las respuestas electrofisiológicas ante un tono. La primera deflexión del canal de "señal" indica la aparición del tono. Después de dos segundos aparecen unos destellos a la frecuencia indicada en la señal. Fl tono y los destellos terminan iuntos. Fase I: Desincronización generalizada de todas las áreas ante el tono. Fase II: Respuesta de frecuencia específica localizada en la corteza visual. Fase III: Desincronización específica localizada en la corteza visual. (Tomado de Morrell, 1961.)

Otros estudios interesantes de los cambios que ocurren en el condicionamiento son aquellos que han encontrado que después del reforzamiento hay una sincronización cortical generalizada (Marczynski y colaboradores, 1968). Esta sincronización se aumenta consecutivamente a la lesión de la región preóptica y disminuye (aumenta la frecuencia) por la lesión de los núcleos intralaminares talámicos (Sterman y colaboradores, 1963). Esto indica que ciertas áreas cerebrales pueden iniciar o incrementar estos efectos de sincronización. Wyrwicka (1964) describió que las estructuras hipotalámicas relacionadas con el proceso alimenticio se hipersincronizaban durante la ingestión de alimentos y que esta actividad hipotalámica se presenta también ante los estímulos que se han asociado con alimento. Al extinguirse la respuesta conductual, también lo hace esta sincronización hipotalámica.

Actividad espontánea en estructuras subcorticales durante los condicionamientos clásico e instrumental

Lesse (1957) encontró que la actividad eléctrica de la amígdala tiene una frecuencia de 40 cps durante un estado de excitación conductual. Si se asocia un estímulo condicionante cualquiera con este estado de excitación, llega un momento en que el estímulo por sí mismo provoca la actividad amigdalina de 40 cps.

Una estructura subcortical que se ha asociado en forma importante con los procesos del condicionamiento es el hipocampo. A partir del estudio de Green y Arduini (1954), quienes relacionaron de manera inversa la actividad theta del hipocampo con la desincronización cortical, se inició un gran interés por el estudio de esta actividad hipocámpica, asociándola con los procesos de aprendizaje.

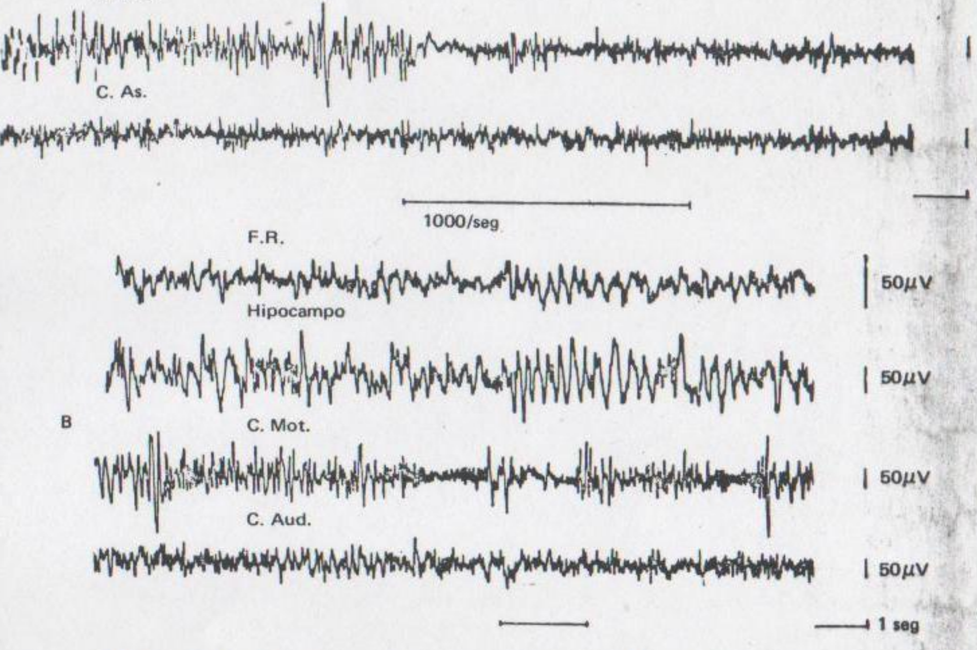


FIG. 3.4 A: la primera aplicación de un sonido indiferente (1 000 cps) desincroniza la actividad neocortical e hipocámpica B: Un sonido familiar (puss, shuu) provoca actividad sincrónica en el hipocampo (Tomado de Lissak y Grastyán, 1960.)

Anokhin (1959), al estudiar los cambios eléctricos cerebrales que ocurren durante el condicionamiento de prevención, encontró que en la FR aparece una actividad eléctrica de 4 a 6 cps, la cual después empieza a aparecer en el hipocampo y en el tálamo medial. Este investigador postula que esta actividad se relaciona con un estado de stress en el sujeto (Anokhin, 1961), puesto que durante el condicionamiento alimenticio, el ritmo sólo aparece durante el reflejo de orientación; en cambio, en el condicionamiento de prevención, el ritmo theta es más constante.

Grastyan y sus colaboradores (1959) describieron que el ritmo theta hipocámpico se presenta cuando un EC provoca un reflejo de orientación; en cambio, existe desincronización hipocámpica cuando no hay

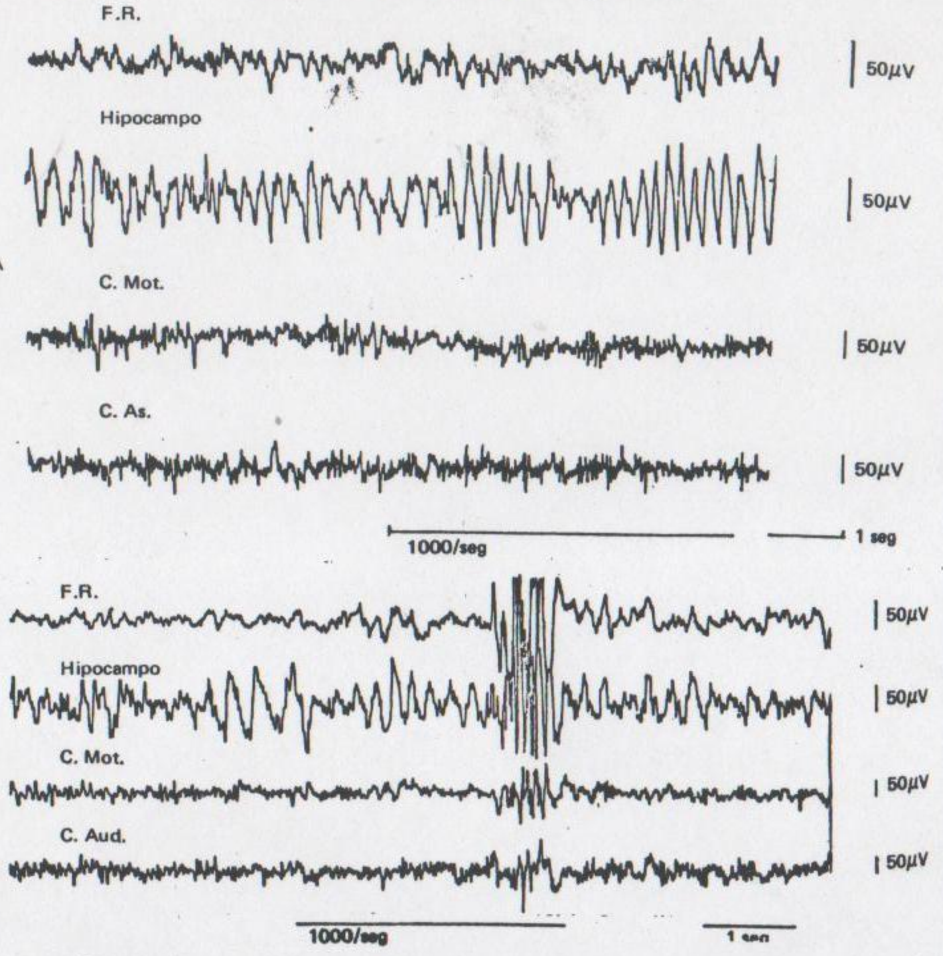


FIG. 3.5 A: Después de asociar el mismo sonido de la figura anterior (1 000 cps) con un choque eléctrico, el estímulo provoca ondas lentas (5 cps) en el hipocampo. B: Cuando aparece la respuesta condicionada y desaparece el reflejo de orientación, el estímulo desincroniza al hipocampo. (Tomado de Lissak y Grastyán, 1960.)

reflejo de orientación. Consecutivamente a las asociaciones del EC con un reforzamiento, aparece el ritmo theta hipocámpico, el cual desaparece cuando el sujeto adquiere en forma completa la conducta condicionada (Lissak y Grastyan, 1959); es decir, el ritmo theta aparece únicamente en la adquisición del condicionamiento (figuras 3.4 y 3.5). Cualquier cambio en el proceso de condicionamiento volverá a producir el ritmo theta hipocámpico. Estos cambios electroencefalográficos son seme-

jantes en un proceso de condicionamiento de defensa y alimenticio (Lissak y Grastyan, 1960). Lissak y Grastyan (1959) interpretaron el ritmo theta como una actividad eléctrica relacionada con el establecimiento de nuevas conexiones en el cerebro; sin embargo, los datos de Grastyan, de que el ritmo theta desaparece al adquirir el animal las respuestas condicionadas se han debatido (Holmes y Adey, 1960; Adey, 1961; Adey y colaboradores, 1960, 1962), lo mismo que su proposición de que la formación de nuevas conexiones está en relación con el ritmo theta del hipocampo. Otra de las postulaciones de Grastyan (1961) es que este ritmo theta hipocámpico ejerce un efecto inhibidor sobre los componentes motores del reflejo de orientación. La relación del hipocampo con el control inhibitorio de los movimientos también ha sido encontrada por Niki (1967)

Adey (1961), al estudiar la actividad hipocámpica de gatos durante el aprendizaje en laberintos, encontró que la primera vez que el animal se introduce al laberinto, aparece el ritmo theta hipocámpico. Esta actividad subsiste en el hipocampo dorsal y en la corteza entorrinal aún después de 1 200 a 1 400 asociaciones. En un estudio, Holmes y Adey (1960) le enseñaron a un gato a permanecer en una plataforma, mientras que en otra colocaban comida. El animal debía esperar de 10 a 15 segundos hasta que se bajaba un puente que le permitía dirigirse hacia el reforzamiento. En esta situación, cuando el gato se dirigía hacia la segunda plataforma, se registraba una actividad de 4 a 6 cps en la corteza entorrinal y en el hipocampo. Esta actividad se puede extinguir si se deja de aplicar el reforzamiento (Holmes y Adey, 1960). De acuerdo con Adey, la actividad theta hipocámpica se relaciona con un estado de alerta y de dirección a una meta (Adey y colaboradores, 1960, 1962). En estudios recientes, Bremner (1964, 1968) observó que, en las ratas, el ritmo theta hipocámpico parece estar relacionado con la atención, con alerta conductual y con el reflejo de orientación. La actividad rítmica theta no desaparece cuando el sujeto ha aprendido perfectamente un condicionamiento, sino que subsiste durante todo el proceso; de esta manera, se confirman los resultados de Adey.

Por otro lado, Pickenhain y Klingberg (1967) observaron que el ritmo theta hipocámpico aparece cuando el sujeto realiza un acto motor motivado que está relacionado con un estímulo significativo. Para estos autores, la actividad theta hipocámpica se relaciona con un proceso de comparación de información presente con la pasada. La actividad theta no parece ser específica del hipocampo. Ya se mencionó que Anokhin (1959) describió una actividad eléctrica similar en la FR, aun antes de que apareciera en el hipocampo. Grastyan (1959) encontró que la actividad aparece primero en el hipocampo y después en la FR. Adey y sus colaboradores hallaron una actividad de 6 cps en el hipocampo, pero también en el subtálamo, en la FR mesencefálica y en la corteza sensoriomotora.

De acuerdo con Brugge (1965), la actividad theta del hipocampo deja de presentarse si se lesiona el septum; por tanto, esta estructura podría ser la responsable del ritmo theta del hipocampo. Petsche y sus colaboradores (1965) encontraron que la descarga unitaria en la banda diagonal de Broca, registrada con microelectrodos, está relacionada con la actividad del hipocampo. Las unidades descargan en forma de trenes sincronizados con el ritmo theta del hipocampo. Por otro lado, la presencia de ritmo theta hipocámpico depende de una conexión intacta entre la FR mesencefálica, el septum y el hipocampo (Petsche y colaboradores, 1965). De acuerdo con Petsche, la forma, la frecuencia y la amplitud del ritmo theta están determinadas por la actividad celular del septum (parte dorsal de la banda diagonal de Broca).

La función del septum parece que es de transformación de la entrada irregular de la formación reticular a un patrón rítmico de activación, que modularía al hipocampo. Esta modulación estaría determinada por la distribución de frecuencias de disparo de las unidades del septum (Gogolak y colaboradores, 1968). Por otro lado, Eidelberg y colaboradores (1959) observaron que la actividad theta del hipocampo deja de aparecer después de lesionar el fórnix y el núcleo centromediano del tálamo; en cambio, la lesión de los núcleos talámicos —anterior, ventral, posterior y pulvinar— no produce efecto. Estos autores, Eidelberg y sus colaboradores (1959), postulan la necesidad de la integridad del sistema reticular para el ritmo theta hipocámpico. Por último, Costin y sus colaboradores (1963) han encontrado cierta relación entre el núcleo caudado y el ritmo theta hipocámpido. La estimulación del núcleo caudado provoca ritmo theta hipocámpico, sin haber desincronización cortical.

RESUMEN

1. Es posible condicionar la desincronización del EEG. Este condicionamiento sigue las mismas leyes que el condicionamiento conductual.
2. Se registra una sincronización cortical postreforzamiento, probablemente relacionada con la actividad hipotalámica cuando se trata de reforzamiento alimenticio.
3. Existe una relación entre la actividad theta del hipocampo y la actividad conductual durante el aprendizaje; sin embargo, hay controversias acerca de las características de esta relación.
4. La actividad theta del hipocampo está modulada en forma directa por el septum y probablemente por la FR mesencefálica, el sistema reticular activador ascendente, los núcleos talámicos y posiblemente por el núcleo caudado.

FIG. 3.6 Ejemplos del fenómeno de "asimilación del ritmo" en un gato con cerebro dividido. El animal fue entrenado en un condicionamiento de defensa usando como EC una luz repetitiva de 5 cps. En las porciones A y B se nota claramente la aparición de un ritmo espontáneo con una frecuencia de 5 cps. C.V.I.: corteza visual izquierda; C.V.D.: corteza visual derecha; G.L.I.: geniculado lateral izquierdo; G.L.D.: geniculado lateral derecho; C.S.I.: colículo superior izquierdo; C.S.D.: colículo superior derecho; F.R.M.I.: formación reticular mesencefálica izquierda; F.R.M.D.: formación reticular mesencefálica derecha. (Tomado de Majkowski, 1966.)

Actividad provocada durante los condicionamientos clásico e instrumental

Respuestas a estímulos intermitentes

Las investigaciones de los cambios de la actividad eléctrica de diferentes estructuras cerebrales, resultante de la estimulación condicionante durante las distintas fases del proceso de aprendizaje, ha permitido, al menos, postular cuáles estructuras se relacionan más directamente con la adquisición de una respuesta condicionada. Además, el hecho de aplicar un estímulo intermitente (esto es, que tenga un patrón de frecuencia bien definido) permite suponer que aquellas estructuras que respondan ante este patrón con una frecuencia semejante, se relacionarán directamente con la codificación de la información asociada al patrón de estimulación condicionante.

Uno de los primeros estudios que empleó este procedimiento de estimulación intermitente fue el llevado a cabo por Livanov y Poliakov (1945). Estos investigadores utilizaron como EI una serie de choques eléctricos intermitentes de 3 cps aplicados a la piel. El EC era un tren de destellos, también a una frecuencia de 3 cps. Después de varias asociaciones EC-EI, Livanov y Poliakov notaron que en la corteza cerebral empezaban a aparecer respuestas en forma de potenciales, con una frecuencia de 3 cps ante los destellos. Además, observaron que esos potenciales corticales de la misma frecuencia que el estímulo condicionante

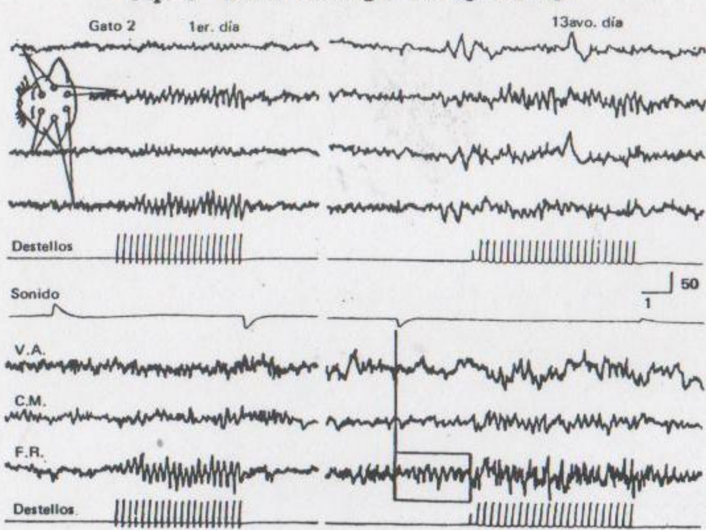


FIG. 3.7 El primer día del experimento, sólo el estímulo incondicionado provoca una respuesta de frecuencia específica. Hacia el decimotercer día de entrenamiento, el sonido (estímulo condicionante) provoca una respuesta clara en la formación reticular (F.R.). La respuesta está enmarcada en el rectángulo de la figura. V.A.: núcleo ventral anterior del tálamo; C.M.: núcleo centro mediano; F.R.: formación reticular. (Tomado de Yoshii y colaboradores, 1957.)

aparecían espontáneamente en el intervalo entre las presentaciones del EC. A este fenómeno lo llamaron *asimilación del ritmo* y lo interpretaron como indicación de la capacidad del sistema nervioso de generar una "representación" de una secuencia de estimulación temporal que se repite varias veces (figura 3.6).

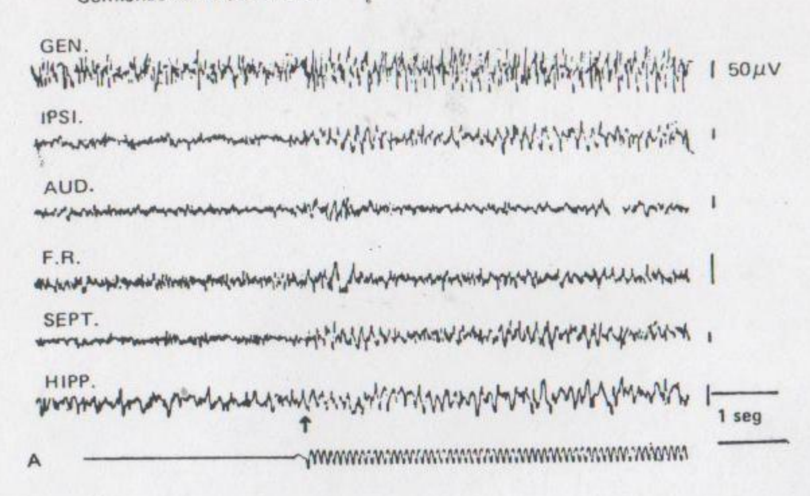
En los mismos experimentos, los autores observaron que cuando la respuesta conductual de flexión de una extremidad provocada por el choque eléctrico se producía también por los destellos, el ritmo de 3 cps empezaba a desaparecer en el periodo interestímulos y únicamente ocurría en forma constante ante los destellos. Estos potenciales eran mayores en la corteza visual durante las primeras etapas del condicionamiento; pero después, cuando el proceso de aprendizaje estaba más adelantado, las respuestas se localizaban en forma más importante en la corteza motora, la cual no había mostrado esta actividad en las primeras asociaciones.

En un estudio posterior, Morrell y sus colaboradores (1957) describieron que, en gatos y conejos, la asociación de un sonido (EC) con un tren de destellos (EI), que de por sí provocaban potenciales con la misma frecuencia de estimulación, hacen que el sonido provoque la misma actividad, antes privativa de los destellos (figura 3.7).

McAdam y sus colaboradores (1961), al registrar el hipocampo, la formación reticular mesencefálica, el núcleo medio dorsal talámico y la corteza cerebral durante un condicionamiento de prevención, encontraron que sólo en el hipocampo y en la FR aparecen potenciales que siguen la frecuencia del EC. Éstos únicamente aparecen durante el proceso de adquisición de la respuesta condicionada; cuando ésta se presenta en forma constante, los potenciales dejan de manifestarse.

Chow y sus colaboradores (1957), al estudiar hasta dónde los potenciales con una frecuencia similar a la del EC representan la información esencial para el establecimiento de los cambios responsables del aprendizaje, diseñaron un experimento muy ingenioso. En gatos con electrodos crónicamente implantados en la corteza occipital, asociaron un tren de destellos (EC) con un choque eléctrico (EI), hasta que el animal, ante el EC, cruzaba una barrera que lo alejaba del compartimiento en donde se realizaba la asociación. El EC provocaba una actividad intermitente en la corteza occipital, con la misma frecuencia que la estimulación. Después de que el gato presentaba en forma constante la conducta condicionada de prevención ante los destellos, empezó otra etapa del proceso experimental. Ésta consistió en mantener al animal dentro de una caja diferente a la utilizada para el condicionamiento de prevención, y allí se empezó a asociar un sonido con el tren de destellos, hasta lograr que el sonido provocara la misma actividad cortical que los destellos. Logrado esto, el animal fue introducido de nuevo a la caja de prevención y se le aplicaron los sonidos, observándose una clara respuesta cortical, pero sin que hubiera conducta de prevención. Al probar su respuesta condicionada aplicando los destellos, se encontró que un 86% de las respuestas eran correctas. Estos resultados indican que la presencia de una actividad electrofisiológica de frecuencia específica, producida al asociarse un segundo estímulo indiferente con la estimulación condicionante, no es una condición suficiente para que se haya transferido el aprendizaje y se manifieste una respuesta condicionada específica.

En un experimento, que se considera en la actualidad como clásico, John y Killam (1959) estudiaron el fenómeno de asimilación del ritmo mencionado anteriormente. Implantaron en gatos electrodos crónicos en la corteza visual, en la auditiva, en el cuerpo geniculado lateral, en el colículo superior, en la FR mesencefálica, en el hipocampo, en la amígdala, en el fórnix, en el septum y en el núcleo ventral anterior del tálamo. Aplicaron destellos de 10 cps en forma monótona, hasta que lograron la habituación de las respuestas eléctricas en todas las estructuras mencionadas. Después empezaron a asociar un choque eléctrico (EI), aplicado a una de las extremidades, con los destellos de 10 cps, hasta que, ante los destellos, el animal flexionaba la extremidad (figuras 3.8 y 3.9).



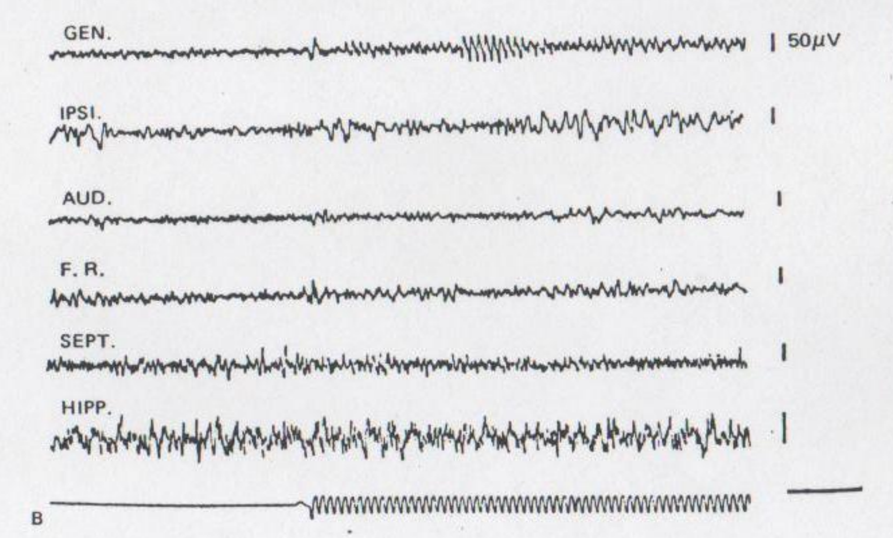
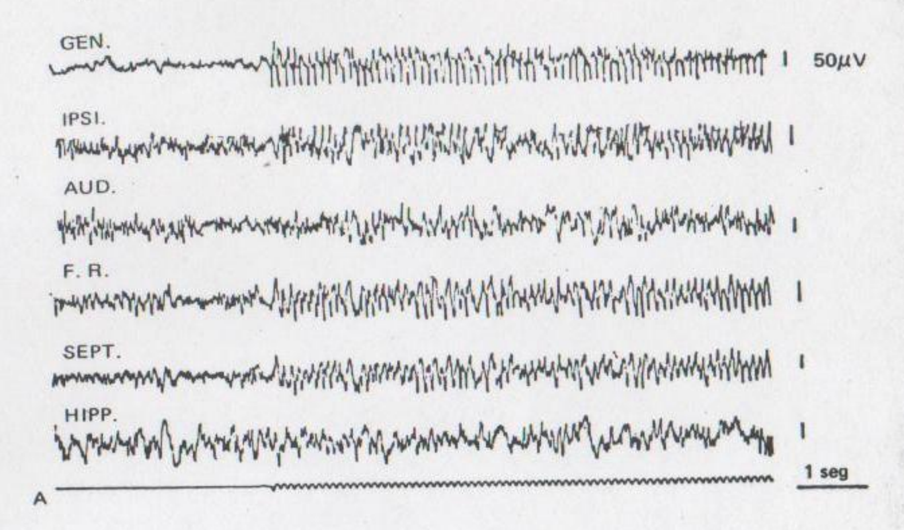


FIG. 3.8 Etapas sucesivas de un condicionamiento en un gato. A: durante las primeras presentaciones de una serie de destellos de 10 cps. B: registro después de 20 días de habituación ante el destello; GEN.: cuerpo geniculado lateral; IPSI.: corteza visual; AUD.: corteza auditiva; F.R.: formación reticular; SEPT.: septum; HIPP.: hipocampo. El último canal de los registros superior e inferior indica la aparición del estímulo (flecha) y su frecuencia de 10 cps. (Tomado de John y Killam, 1959.)



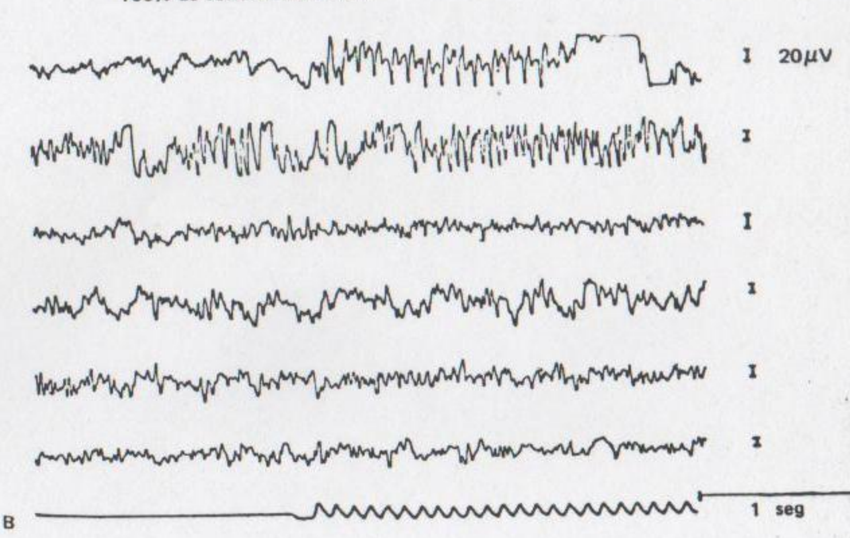


FIG. 3.9 El mismo animal de la figura anterior. A: Primer día de condicionamiento. Consiste en la aplicación de choques eléctricos a una pata durante el último segundo de la estimulación fótica. B: 20 días después, cuando el condicionamiento se ha completado. (Nótese el aumento en la velocidad del papel.) El último canal de los registros A y B indica la aparición y frecuencia (10 cps) del estímulo. (Tomado de John y Killam, 1959.)

La habituación de las respuestas eléctricas era más lenta en la FR y en la corteza visual que en otras regiones. Por otro lado, las primeras estructuras que se activaban en las asociaciones EC-EI eran el fórnix y el septum, llegando un momento en que la mayoría de las estructuras presentaban respuestas eléctricas semejantes con una frecuencia de 10 cps; sin embargo, conforme se repiten las asociaciones, estos potenciales empiezan a decrecer en amplitud y gradualmente desaparecen, excepto en la corteza visual, en el hipocampo y en la FR. Cuando el animal empieza a responder conductualmente en forma correcta ante los destellos, la actividad eléctrica se reduce en el hipocampo, y en la corteza cerebral se observa un ritmo de 20 a 30 cps. Cuando se llega a un 100% de respuestas correctas, la actividad eléctrica en la amígdala es de 40 cps. En esta situación de condicionamiento, las respuestas eléctricas desaparecen en el fórnix, en el septum y en el hipocampo. En contraste, los potenciales se incrementan en el núcleo ventral anterior del tálamo.

Una vez bien establecidas las respuestas condicionadas, se presentaba un estímulo luminoso de 7.7 cps, observándose que el animal respondía trasladándose al otro compartimiento de la caja de prevención; al mismo tiempo, la actividad eléctrica en la corteza visual estaba formada por ondas de una frecuencia de 10 cps (fenómeno de generalización de la respuesta eléctrica y conductual). La aplicación continuada del estímulo de 7.7 cps sin reforzamiento hacía que se extinguiera la generalización tanto conductual como de la actividad eléctrica, y se advertía que esta actividad eléctrica empezaba a ser de una frecuencia de 7 cps. Cuando el EC de 10 cps fue reintroducido, se observó una generalización de la extinción conductual, y la actividad eléctrica estuvo formada por ondas de 7 cps. La posterior aplicación del estímulo de 10 cps con el EI nuevamente provocó la conducta de prevención y la actividad eléctrica de mayor frecuencia (10 cps), similar a la característica del EC. Estos experimentos mostraron la existencia de una importante relación entre la actividad eléctrica y la conducta condicionada (figura 3.10).

En otro estudio de los mismos autores (John y Killam, 1960), realizado en gatos, éstos fueron condicionados a evitar el EI utilizando como EC destellos a 6 cps y, además, a accionar una palanca que activaba un mecanismo de reforzamiento positivo cuando aparecía un tren de destellos de 10 cps. En esta última situación, se registraba una actividad eléctrica en forma de ondas, con una frecuencia de 10 cps en el hipocampo, en el fórnix, en la FR, en la corteza visual y en el cuerpo geniculado lateral durante la adquisición de la respuesta condicionada correcta, para luego persistir únicamente en el fórnix, en la corteza visual y en la FR cuando el aprendizaje estaba bien establecido. Una vez lograda esta situación, la aplicación del estímulo de 6 cps podía hacer que el animal accionara la palanca y simultáneamente se registrara la actividad eléc-

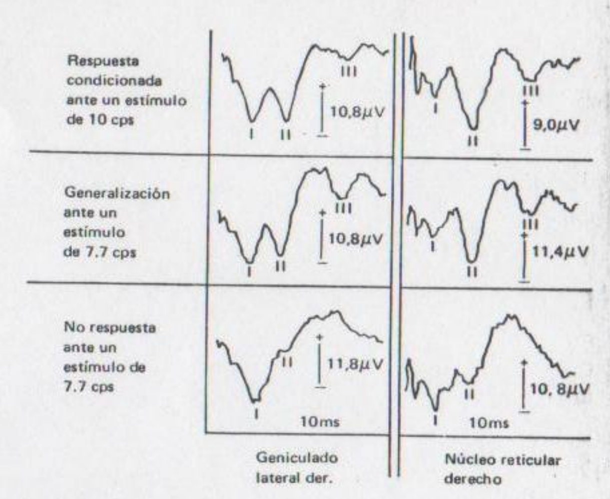


FIG. 3.10 Durante la respuesta condicionada ante un estímulo de 10 cps y la respuesta generalizada ante un estímulo de 7.7 cps, se registra la misma actividad en el cuerpo geniculado lateral y en el núcleo reticular. En cambio, cuando no hay respuesta ante el estímulo de 7.7 cps la actividad difiere. (Tomado de Ruchkin y John, 1966.)

trica en una frecuencia de 10 cps; cuando el animal no accionaba la palanca, la actividad tenía una frecuencia de 6 cps. Lo mismo se observó con el estímulo de 10 cps, de tal forma que la respuesta correcta se relacionaba siempre con una actividad eléctrica específica.

En base a estas observaciones, se postuló que debe existir un sistema cerebral "comparador", de información nueva con la información registrada previamente en la memoria. En relación con esta hipótesis, se postuló que el sistema sensorial inespecífico podría ser el lugar donde esta información se almacene, y el sistema sensorial específico el de la información actual. La conducta es apropiada cuando ambos sistemas coinciden.

En 1964, John y sus colaboradores, al utilizar una prueba estadística muy elaborada, encontraron que, a medida que se adquiere un condicionamiento, las respuestas eléctricas provocadas por el EC se tornan muy parecidas, independientemente de la estructura cerebral en la que se registren dichos potenciales (corteza específica y no específica, FR talámica y mesencefálica y estructuras rinencefálicas). Cuando el animal comete errores, se extingue o se bloquea con drogas la respuesta condicionada y se pierde la similitud de la respuesta electrofisiológica. Aparentemente, esta similitud se relaciona y condiciona al proceso de adquisición del significado del estímulo y la respuesta correcta del animal.

3 *Potenciales provocados*

Se ha descrito que el potencial provocado primario, asociado con la actividad de los sistemas sensoriales específicos, sufre un incremento en su magnitud si se asocia el estímulo que lo produce con un reforzamiento (EI). Hernández-Peón (1960) describió que la respuesta primaria producida por estímulos fóticos, olfatorios, táctiles o acústicos aumenta consecutivamente a la asociación de estos estímulos con un reforzamiento. Este aumento puede observarse a partir de la primera sinapsis de la vía. Brust-Carmona y sus colaboradores (1967a), en un estudio realizado en gatos, lo demostraron. En estos experimentos, a los gatos se les implantaron electrodos crónicos en el nervio óptico, y los animales fueron divididos en tres grupos experimentales. En el primero, se asociaban cuatro destellos con un reforzamiento positivo, hasta que éstos eran suficientes para provocar respuestas conductuales de acercamiento al lugar donde recibían el EI. Durante las primeras asociaciones, los animales prestaban mayor atención al comedero (lugar del EI); en esta situación, la magnitud de los potenciales provocados era menor. Esto se debió probablemente a una inhibición ejercida sobre la retina, durante el estado de atención a otro estímulo más significativo; sin embargo, después de un mayor número de asociaciones, se observó un aumento significativo en los potenciales, los que alcanzaron niveles superiores a los observados previamente al condicionamiento. El segundo grupo se sometió primero a un proceso de habituación, en el cual los destellos eran aplicados en forma repetitiva. En esta situación, los potenciales provocados disminuían para aumentar rápidamente cuando se empezaban a reforzar los destellos con un choque eléctrico nociceptivo, alcanzando un nivel igual al de antes de la habituación con cuatro asociaciones, y llegaron a tener una mayor magnitud que los potenciales provocados al iniciarse el proceso de habituación. En un tercer grupo, antes de empezar el proceso de habituación, se paralizaron los núcleos constrictores de la pupila. En esta situación, la habituación fue obtenida en forma más tardía, comparada con la del segundo grupo. Una vez lograda la habituación, se empezó a asociar un choque eléctrico nociceptivo, aplicado a la pata anterior inmediatamente después del cuarto estímulo. En contraste con lo descrito anteriormente, las primeras dos o cuatro asociaciones no modificaron la magnitud de los potenciales; sin embargo, nuevas asociaciones dieron lugar a que la magnitud del potencial creciera, hasta sobrepasar en un 50% la magnitud original. Para entonces los gatos ya manifestaban una conducta francamente condicionada. Brust postuló que la significación que adquiere el estímulo se relaciona o está dada por una activación mayor de diferentes áreas del sistema nervioso central. Por otra parte, el aumento en la magnitud de los potenciales que se observa inmediatamente después de la primera asociación tal vez se deba a una dilatación de la pupila, ya que este aumento no ocurría en los animales con parálisis pupilar. En cambio, el aumento tardío parece resultar de una influencia facilitadora que permite la mejor actuación de las estructuras centrales, en virtud de una mejor trasmisión sináptica a nivel de la retina (Brust-Carmona y colaboradores, 1967a).

4 *Potenciales provocados secundarios*

Los potenciales provocados secundarios, asociados probablemente con la actividad del sistema sensorial inespecífico, también muestran variaciones que pueden vincularse al proceso de aprendizaje. Estos potenciales aumentan si se asocia el estímulo que los provoca con un reforzamiento, y disminuyen en la extinción (Palestini y colaboradores, 1959); sin embargo, esta relación parece ser mucho más compleja y dependiente de diversas variables.

Pickenhain y Klingberg (1965) implantaron electrodos en la corteza cerebral de ratas y las sometieron a un proceso de condicionamiento de prevención, en el cual asociaban un estímulo luminoso (EC) con un choque eléctrico (EI). En estas condiciones, registraban un potencial lento con una latencia de 15 a 20 mseg, cuya magnitud aumentaba considerablemente durante la adquisición de la respuesta condicionada, y se mantenía estable cuando la respuesta condicionada había sido adquirida para disminuir durante la extinción. En las primeras etapas de la extinción, Pickeinhain y Klingberg encontraron un aumento significativo del potencial, el cual disminuye con la extinción tardía; no obstante, estas variaciones de los potenciales durante el aprendizaje no son tan fáciles de interpretar, ya que pueden variar además por otra condición que quizá ocurra en los procesos de aprendizaje; por ejemplo, los potenciales son grandes cuando el animal está "calmado" conductualmente, en cambio, cuando se excita, el potencial disminuye. Thompson y Shaw (1965) encontraron que los potenciales provocados en la corteza de asociación de gatos tienen una latencia de 15 mseg cuando el estímulo es un sonido, o de 30 mseg cuando es una luz. Estos potenciales decrecen siempre que el animal se "excita" conductualmente o se aplica un estímulo "distractor". Thompson y Shaw encuentran también que estos potenciales no se habitúan, y postulan que su magnitud se relaciona en forma inversamente proporcional con el grado de alerta del animal; sin embargo, Galambos (1958) obtuvo resultados que indican que el potencial lento registrado en el núcleo caudado, en el globus pallidus y en la corteza cerebral de gatos sí se habitúa, y crece en forma significativa cuando se asocia con un reforzamiento el estímulo que los provoca.

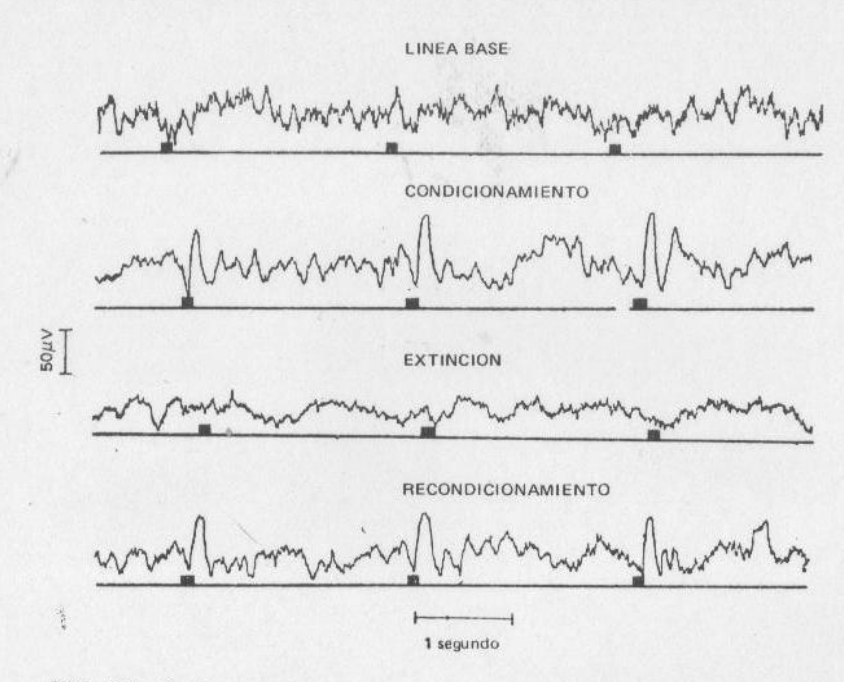


FIG. 3.11 Registro EEG del hipocampo durante diferentes etapas de un condicionamiento en el que un sonido (pequeño cuadrado negro) se asoció con un reforzador positivo. (Tomado de Hearst y colaboradores, 1960.)

En otro estudio, Hearst y sus colaboradores (1960) registraron respuestas provocadas en el hipocampo, en el cuerpo geniculado medial, en el núcleo caudado y en la corteza cerebelosa de monos, mediante estimulación sonora. Estos potenciales se incrementaban si la estimulación sonora era asociada con un reforzamiento positivo. Si el reforzamiento se dejaba de aplicar, los potenciales disminuían (figura 3.11). De la misma manera (Hearst y colaboradores, 1960), en un proceso de discriminación en el que se emplearon tonos de diferente frecuencia (200 y 2 000 cps), se observó un aumento del potencial únicamente al tono reforzado con un choque eléctrico en todas las estructuras en las que se registró; en cambio, con el estímulo no reforzado no apareció dicho incremento. Por último, Hearst y sus colaboradores (1960) descubrieron que cuando un sujeto se condiciona a accionar una palanca para recibir alimento únicamente durante la aplicación de un sonido, se registra un potencial que aumenta durante el proceso de adquisición de la respuesta condicionada, pero disminuye cuando el condicionamiento se ha establecido. Si en esta condición se quita la palanca y el comedero, continuándose con la aplicación

de los estímulos condicionantes, el potencial volverá a aumentar; sin embargo, la reintroducción posterior de la palanca y el comedero volverán a hacer que el potencial decrezca.

Los datos mencionados indican que la aparición de estos potenciales parece depender, además del significado del estímulo, del procedimiento de aprendizaje utilizado. Esto, en relación con la disminución de los potenciales en las etapas tardías del condicionamiento instrumental, contrasta con la permanencia de los mismos durante todo el transcurso del condicionamiento clásico.

Se ha postulado (Hearst y colaboradores, 1960) que esta diferencia podría relacionarse con una emisión "automática" de una respuesta operante, durante la cual el sujeto atiende en forma primordial al movimiento que va a realizar, observándose al mismo tiempo un decremento del potencial provocado por el EC. En cambio, cuando el sujeto se ve imposibilitado de realizar el movimiento (quitando la palanca), el potencial aparece.

En un estudio posterior, Galambos y Sheatz (1962) registraron potenciales provocados por un sonido o por un destello en estructuras tan variadas como: la corteza del cíngulo, la habénula, la corteza visual, el hipotálamo lateral, el núcleo caudado, la corteza auditiva, el cuerpo geniculado lateral, en núcleos talámicos, en el mesencéfalo y en algunas partes del sistema límbico. Dichos investigadores encontraron que el potencial es relativamente semejante en todas las estructuras y que está constituido por tres ondas de polaridad positiva-negativa-positiva. El proceso de condicionamiento utilizado consistió en asociar el estímulo sensorial condicionante (sonido o destello) con la aplicación de una corriente de aire intensa a la cara del animal. Consecutivamente a las asociaciones, el potencial aumentaba en forma significativa en la mayoría de las estructuras estimuladas; en cambio, durante la extinción conductual, el potencial decrecía. En uno de sus sujetos (monos), Galambos repitió el proceso de condicionamiento y extinción varias veces en un periodo de meses. En este animal "sobreentrenado", la aplicación del EC, cuando no estaba frente a él el tubo que permitía aplicar el EI (la corriente de aire), daba lugar a que los potenciales no aparecieran; en cambio, la introducción del tubo hacía que volvieran a aparecer. Esto indica que la facilitación del potencial se asocia de alguna manera a la posibilidad de recibir un reforzamiento. Por otro lado, registrar un cambio electrofisiológico similar en prácticamente todo el cerebro durante el aprendizaje, hace pensar que esta generalización es un fenómeno dependiente de la significación que adquiere un estímulo en el proceso. Esta idea está de acuerdo con la postulación de John y sus colaboradores (1964) y Brust-Carmona y sus colaboradores (1967a), mencionadas anteriormente.

Actividad unitaria durante los condicionamientos clásico e instrumental

El registro de la actividad unitaria durante el proceso de condicionamiento constituye un reto a la ingeniosidad y laboriosidad, debido a que los registros que se efectúan sólo podrían interpretarse correctamente si se lograra estudiar una muestra de neuronas significativa. Esto implica la necesidad de implantar en forma crónica una gran cantidad de microelectrodos, lo cual es prácticamente imposible hasta la fecha, o de hacer registros sucesivos de muchas unidades, utilizando pocos microelectrodos implantados crónicamente en una muestra de animales considerable. A pesar de estas dificultades, existen investigaciones recientes que han logrado superarlas en parte. (Ver capítulo 4).

Kamikawa y sus colaboradores (1964) hicieron registros unitarios del núcleo dorsomedial, del núcleo centralateral, del núcleo centromediano, del núcleo parafascicular y del complejo habenular, durante un procedimiento de condicionamiento de prevención, asociando un destello (EC) con un choque eléctrico nociceptivo (EI). Sus observaciones muestran que entre la aparición de la respuesta de orientación y la adquisición de la respuesta conductual de prevención, algunas de las neuronas estudiadas empiezan a descargar con mayor frecuencia y con una latencia de 50 mseg a partir del momento de la aplicación del EC. Estos cambios fueron observados claramente, después de haber efectuado 50 asociaciones. Asimismo, durante la extinción, la frecuencia de descarga era menor.

Buresova y Bures (1965) estudiaron en ratas curarizadas la actividad unitaria en la formación reticular durante un proceso de asociación de un estímulo sonoro (EC) y un estímulo eléctrico (EI). Observaron que después de varias asociaciones EC-EI, aquellas neuronas que mostraban cambios en su actividad basal al aplicarles el EI, empezaban a manifestar los mismos cambios ante el EC. Por otro lado, Buchwald y sus colaboradores (1965), al registrar con un semimicroelectrodo actividad multiunitaria en el cuerpo geniculado medial, en el núcleo ventral posterolateral y en el núcleo anterior, describieron que cuando un EC adquiere la capacidad de provocar una respuesta condicionada, la actividad unitaria aumenta en todas las estructuras estudiadas, con excepción del núcleo anterior. En gatos curarizados, Bures y Buresova (1967) trataron de condicionar a 128 neuronas de las siguientes áreas: tálamo, formación reticular, hipocampo y neocorteza, asociando un sonido con la aplicación de un estímulo eléctrico o químico a la misma neurona. Dichos investigadores lograron obtener evidentes resultados de condicionamiento en 17 neuronas (figura 3.12). Véase capítulo 4.

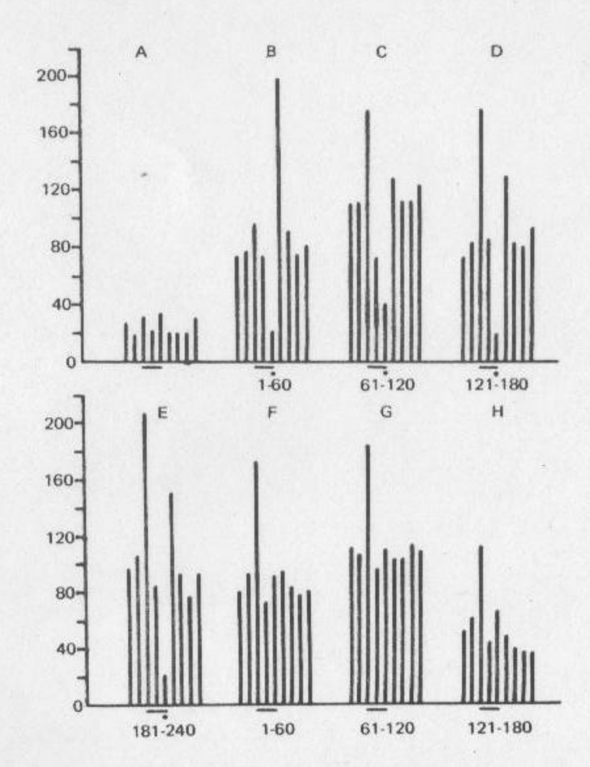


FIG. 3.12 Reacciones plásticas en una neurona talámica. El eje vertical indica frecuencia de disparo neuronal. Un sonido reforzado incrementa la frecuencia, tal como se puede observar en los registros B, C, D, E, F y G, con respecto al A. (Tomado de Bures y Buresova, 1967.)

RESUMEN

1. La utilización de estímulos intermitentes condicionantes y del registro de la actividad eléctrica provocada por estos estímulos ha permitido estudiar hasta qué grado los procesos electrofisiológicos se modifican correlativamente con el aprendizaje.

2. Se postula la existencia de un sistema comparador de información presente con la del pasado. El resultado de esta comparación determina la conducta a realizar.

3. Existen cambios en la magnitud de los potenciales provocados primarios, que se han relacionado con la "significación" de los estímulos.

4. El estudio de los potenciales provocados secundarios durante el aprendizaje, ha demostrado que su amplitud y sus características se relacionan con los procesos de atención, con los de significación del estímulo, con los de

la actividad motora "automatizada" y con los que aumentan las probabilidades de aplicación de un reforzamiento.

5. Durante el fenómeno de adquisición de una respuesta condicionada, los potenciales secundarios se generalizan a muchas estructuras cerebrales. Se postula que esta generalización se relaciona en forma directa con la significación del estímulo.

6. Los registros de la actividad unitaria durante los procesos de aprendizaje, han demostrado que aparentemente hay una relación entre la frecuencia de descarga y la adquisición del condicionamiento.

Actividad electrofisiológica durante procesos complejos

Uno de los principales objetivos de la psicofisiología es el estudio de los correlatos fisiológicos de los procesos cognoscitivos relacionados con el pensamiento. La dificultad de la tarea es evidente, primero, por la necesidad de utilizar procedimientos conductuales objetivos que permitan la cuantificación de estos procesos, y segundo, porque el análisis fisiológico del proceso de pensamiento sólo podrá realizarse cuando se conozca la forma y los lugares donde el sistema nervioso codifica la información, la procesa y efectúa el engrama que dará una respuesta adaptativa. A pesar de la dificultad, existen ya investigaciones experimentales que han empezado a afrontar estos problemas, obteniéndose resultados que, aun cuando son simplistas, abren el camino y sientan las bases para estudios posteriores.

La mayoría de estas investigaciones se relacionan con el estudio de un potencial de larga latencia y duración, registrado en la región del vértex en humanos ante diferentes manipulaciones.

En 1959, Rusinov registró un potencial en el vértex de humanos, con una latencia de 70 a 80 mseg y con 25 a 200 μv de magnitud. Este potencial aparecía por estimulación sonora. Si el estímulo se repetía con un intervalo menor de 5 seg, el potencial empezaba a desaparecer. En cambio, a mayores intervalos, su magnitud no se afectaba. A los sujetos se les instruyó para que apretaran una bola cada vez que se presentara el estímulo sonoro. En esta situación de estimulación, efectuada con un intervalo constante, se observó que el potencial aparecía aun en una situación de *no* aplicación deliberada del estímulo. Incluso esta aparición correspondía al tiempo en que debería suceder la aplicación del sonido.

En 1964, Walter y sus colaboradores registraron en la corteza frontal de humanos una respuesta eléctrica trifásica positiva-negativa-negativa, provocada por un destello o por un sonido, que era seguido de un tren de estímulos que el sujeto podía interrumpir o impedir si apretaba un botón. La latencia de los dos primeros componentes de la respuesta eran dependientes de la modalidad del estímulo. Las respuestas producidas por

el sonido eran de menor latencia, de mayor magnitud y más constantes que las producidas por la luz. Walter observó que aparece una onda negativa muy lenta y tardía, llamada "variación negativa contingente" relacionada directamente con la conducta de "intentar" apretar el botón. Este potencial lento negativo parece relacionarse directamente con la decisión de apretar el botón, ya que si el sujeto decidía no apretarlo, la respuesta no aparecía. Ahora bien, si no se aplicaba el tren de estímulos, pero se le decía al sujeto que estimara cuándo debería aparecer, la respuesta se hacía notoria (figura 3.13).

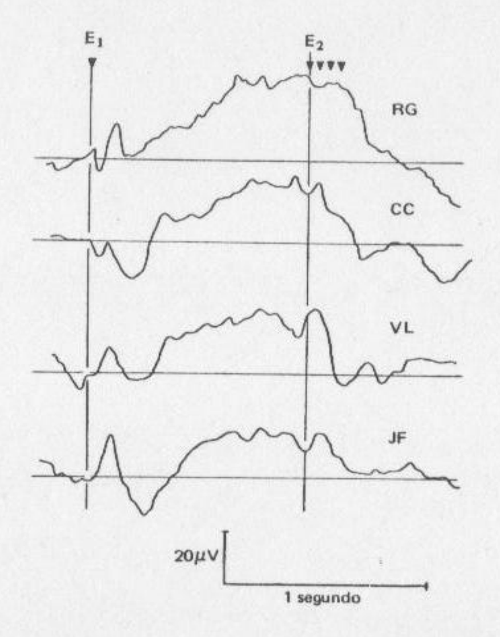


FIG. 3.13 Ejemplos de "variaciones negativas contingentes" registradas en cuatro sujetos. E_1 es un destello y E_2 un tren de "clicks" que los sujetos hacían terminar apretando una palanca. Cada trazo es la suma computada de seis potenciales. La negatividad es hacia arriba. (Tomado de Hillyard y Galambos, 1967.)

Durante el establecimiento de un condicionamiento clásico (sonido, seguido de una corriente de aire aplicada al ojo del sujeto), la respuesta eléctrica al sonido aparece muy grande en las primeras etapas del proceso (Walter y colaboradores, 1964). Cuando las probabilidades de recibir el EI son bajas o cuando simplemente se le dice al sujeto que no va a ser reforzado el EC, la respuesta deja de aparecer. Walter (1964) postuló que esta respuesta eléctrica negativa se relaciona con la atención, con la expectancia y con la significación del estímulo.

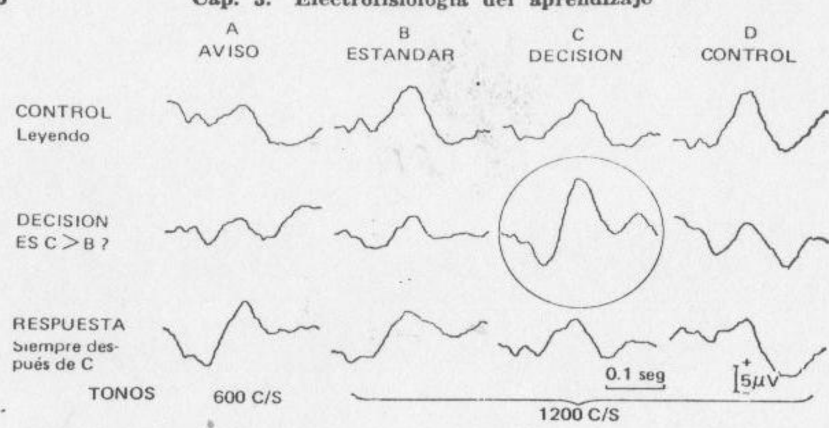


FIG. 3.14 Potenciales provocados, registrados en el vértex humano. Dentro del círculo, el potencial registrado durante la decisión (véase texto). (Tomado de Davis, 1964.)

En el mismo año, Davis registró en humanos un potencial en la región del vértex, que puede relacionarse con la toma de una decisión. El experimento consistió en lo siguiente: a un grupo de sujetos les fueron aplicados una serie de cuatro sonidos, con un intervalo de 2.5 seg entre ellos. El primer estímulo era de menor frecuencia que los otros tres; en cambio, los estímulos tenían la misma intensidad, con excepción del penúltimo (tercero), que podía ser 3 decibeles mayor o menor que los demás. Un grupo de sujetos oían los estímulos en una situación control, mientras leían una revista. A un segundo grupo se le dijo que deberían apretar un botón al oír el tercer sonido, independientemente de su intensidad. Un tercer grupo fue instruido para que apretara el botón solamente cuando el penúltimo sonido fuera más intenso que el antecedente. A cada grupo se le aplicaban en cada sesión 32 series de sonidos, durante las cuales la intensidad del tercer estímulo se aumentaba o disminuía en forma azarosa, tratando de que en 10 de las 32 series se hiciera más intenso, en otras 10 menos intenso y en las restantes de igual intensidad. Los sujetos no sabían cuándo iba a ser mayor o menor el penúltimo estímulo. Mediante una computadora, se promediaba la actividad eléctrica provocada ante cada sonido de cada serie en los tres grupos, obteniéndose una respuesta polifásica con un primer componente de signo negativo con una latencia de 100 mseg, al cual le seguía un componente positivo con 175 mseg de latencia. La magnitud de este último potencial dependía, aparentemente, de un proceso de toma de decisión, puesto que en el tercer grupo de sujetos, la magnitud de la respuesta del tercer sonido era significativamente mayor en relación con la misma respuesta en los grupos uno y dos (figura 3.14).

Potenciales provocados por un destello
(Electrodo en occipital)

Destello sin figura de fondo

Destello con el cubo de Necker

RC

FC

RC

FC

RC

FC

10 μV

200 mseg

FIG. 3.15 Potenciales provocados en la región occipital de un sujeto (J.A.). Cada promedio está computado de 100 potenciales. R.C.: Aquí el sujeto cuenta las veces que el cubo de Necker se invierte. F.C.: Aquí el sujeto cuenta los destellos. La negatividad es hacia arriba. Las diferencias entre los potenciales dependen de la atención selectiva por parte del sujeto. (Tomado de Donchin y Cohen, 1967.)

En otros estudios, Satterfield (1965) encontró que hay una relación directa entre la magnitud de un potencial provocado en la corteza auditiva por un sonido y el grado de atención del sujeto. Donchin y Cohen (1967) describieron que, en una situación de atención selectiva, el potencial registrado en el vértex de humanos era mayor frente al estímulo que el sujeto atendía (figura 3.15).

Ritter y colaboradores (1968) y Klinke y colaboradores (1968) observaron que el potencial registrado en el vértex de humanos se habitúa si se aplican los estímulos con un intervalo menor de 10 seg y, además, que la magnitud de este potencial se relaciona en forma inversa con la predictibilidad de aparición del estímulo. En otras palabras, si el estímulo aparece en forma azarosa no predecible, el potencial aumenta en magnitud; en cambio, si los estímulos se presentan con intervalos regulares, el potencial es menor.

Low y colaboradores (1966) describieron que en humanos, en una situación de expectancia e intención de responder, aparecía un potencial con una latencia de 150 a 200 mseg, más prominente en la porción anterior de la región parietal. También Hillyard y Galambos (1967) describieron la aparición de un potencial semejante al anterior, relacionado con los mismos procesos. De acuerdo con este estudio, los autores postulan que hay dos factores que influyen sobre la magnitud del potencial: uno es el aprendizaje de las reglas que rigen la presentación de los estímulos, y el otro es la importancia de estos estímulos para el sujeto.

Una de las investigaciones más interesantes relacionadas con los factores que influyen en la aparición de estos potenciales es la efectuada por Sutton y colaboradores (1965), quienes registraron en el vértex de humanos un potencial provocado por una luz o por un sonido. Este potencial tenía un primer componente negativo, con una latencia de 110 mseg (a la deflexión máxima) para el sonido y de 150 mseg para la luz, seguido de un componente tardío positivo con 300 mseg de latencia. A los sujetos se les aplicaban varios programas de estimulación. En el primer programa se administraba un estímulo "señal", seguido de 3 a 5 seg por un estímulo "prueba", que siempre era luz o sonido. El sujeto debía anticipar cuál sería el estímulo prueba después de la señal. En una primera situación, el sujeto sabía cuál sería el estímulo prueba (situación de certidumbre absoluta). En la segunda situación, el estímulo prueba podía ser luz o sonido aplicados al azar (situación de incertidumbre absoluta). Se observaron claras diferencias del potencial, dependiendo de si la situación era de certidumbre o de incertidumbre para el sujeto. El cambio más evidente era que en la situación de incertidumbre aumentaba la onda positiva. Otro cambio, aunque menos perceptible, era un discreto incremento del potencial negativo.

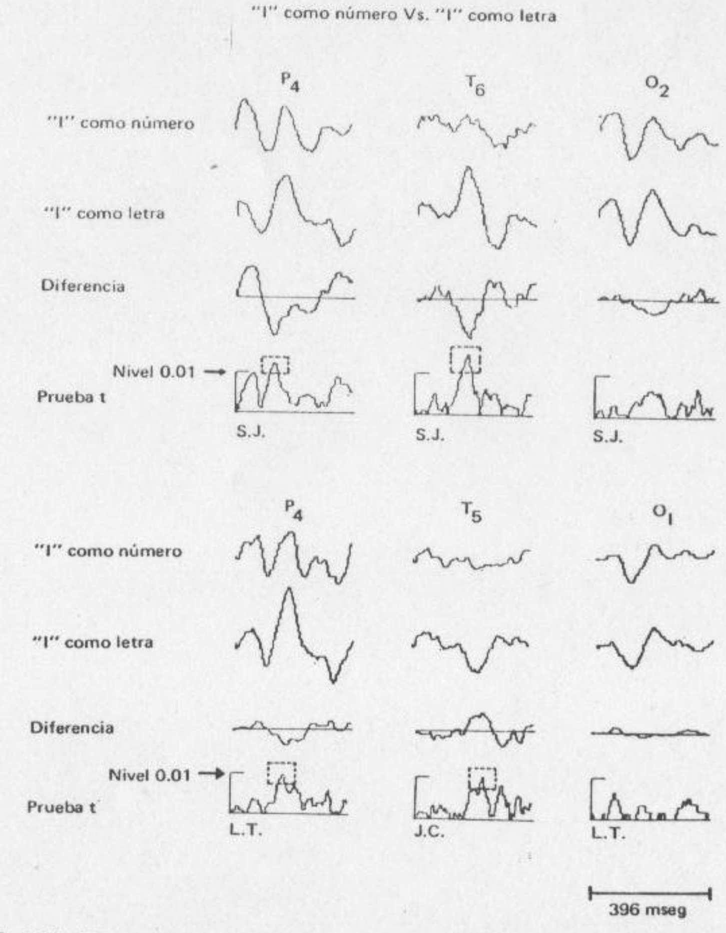


FIG. 3.16 Potenciales provocados, promediados con una computadora (100 muestras). El estímulo fue una línea vertical interpretada en 50% de los casos como un número 1 y en 50% de los casos como la letra l. Los potenciales provocados por la "letra" se restaron de los provocados por el "número" (Diferencia) y se obtuvo una prueba t. Solamente los registros de la zona parietal (P_4) y temporal (T_5 y T_6) difirieron. Los de la zona occipital no presentaron diferencias significativas. (Tomado de Grinberg-Zylberbaum y John, 1975.)

El grado de incertidumbre en este estudio fue manipulado en una situación posterior, de la siguiente manera: *a*) el estímulo "señal" era seguido por el sonido el 33% de las veces, y el 66% por la luz; *b*) el estímulo señal era seguido por la luz el 33% de las veces y por el sonido el 66%. En ambas situaciones se observó que la onda positiva era grande, pero mayor mientras más incertidumbre existía.

Sutton informó que el potencial positivo también sufría modificaciones relacionadas con las características de la respuesta del sujeto, de tal manera que cuando éste se equivocaba, el potencial era mayor, comparado con el observado cuando la respuesta era correcta (Sutton y colaboradores, 1965).

En otra investigación, Sutton y sus colaboradores (1967) encontraron que el potencial positivo antes mencionado también se relaciona en forma muy importante con el momento en que el sujeto resuelve la "incertidumbre".

Se ha discutido la posibilidad de que estos potenciales lentos sean simplemente un artificio relacionado con la actividad muscular, y no resulten del funcionamiento neural. En un estudio realizado con 30 sujetos humanos, Bickford y sus colaboradores (1963) informaron que un potencial provocado en la corteza cerebral por un estímulo auditivo, con una latencia de 150 a 200 mseg, podía ser modificado, dependiendo de la activación "voluntaria" de los músculos del cuello y de la nuca. Esta observación no fue confirmada por Low y sus colaboradores (1965), quienes encontraron que el potencial no se debe a movimientos. En un estudio muy reciente (1975), Grinberg-Zylberbrun y E. R. John presentaron a sujetos humanos, una línea vertical que en algunos casos era interpretada como el número 1 y en otros como la letra I. Los potenciales provocados en ambas situaciones no difirieron en el área occipital pero sí lo hicieron en la parietal y en la temporal (figura 3.16).

Este estudio indica que el lóbulo parietal y temporal están relacionados con el manejo conceptual, en cambio el occipital sólo con la forma física del estímulo. Las mayores diferencias entre los potenciales ocurrieron alrededor de los 150 mseg de latencias indicando que el concepto número Versus letra se "extrajo" alrededor de este tiempo.

RESUMEN

1. En estudios realizados en humanos, registrando potenciales lentos, se ha encontrado una relación entre la aparición y las características de esta respuesta eléctrica y los procesos complejos.
2. Estos procesos tienen que ver con la toma de decisiones, la atención, la intención de responder, la significancia del estímulo, la expectancia, el grado de incertidumbre y el pensamiento conceptual.

El núcleo caudado como probable estructura de integración de la información aprendida

Esta sección se inicia con una somera descripción anatómica del núcleo caudado, seguido de una descripción de datos electrofisiológicos y conductuales.

El núcleo caudado es una masa alargada de sustancia gris, curvada sobre sí misma, a semejanza de una herradura, que en toda su extensión está íntimamente relacionada con el ventrículo lateral.

Su extremidad rostral abultada, o cabeza, tiene forma de pera y hace eminencia en el interior del asta anterior del ventrículo lateral. En el piso de la porción central del ventrículo, la cabeza va afinándose gradualmente hasta formar la cola, que se curva en el techo del asta inferior y se extiende en dirección rostral hasta el núcleo amigdalino. La cabeza del núcleo caudado continúa, por un lado, directamente con el espacio perforado anterior, y por otro, se funde con el núcleo lenticular (Ranson y Clark, 1968).

El núcleo caudado tiene principalmente neuronas pequeñas de 10 a 15 micras, aunque también se observan neuronas mayores de 18 a 20 micras (Kemp, 1968; Adinolfi y Pappas, 1968). Desde el punto de vista de su tamaño, las neuronas pueden dividirse en tres grupos: de 7 micras, de 10-18 micras y de 22 micras. Dichas neuronas están distribuidas en todo el núcleo sin formar agrupaciones (Kemp, 1968), y se hallan diseminadas dentro de una densa neuropila. Las neuronas pequeñas se caracterizan por tener un contorno redondeado, un núcleo central grande y una capa relativamente delgada de citoplasma, la cual rodea al núcleo. Las inclusiones citoplasmáticas, como el aparato de Golgi, el retículo endoplásmico, las mitocondrias y los ribosomas, están distribuidas en el pericarión (Adinolfi y Pappas, 1968).

En contraste, las células grandes son triangulares, su núcleo es excéntrico y pueden tener grandes inclusiones. El citoplasma de estas células es proporcionalmente más abundante y rico en organitos, comparado con las neuronas pequeñas. Tiene grandes cantidades de mitocondrias y de ribosomas, y las membranas del aparato de Golgi tienden a formar agregados en la región perinuclear o cerca del origen de las dendritas (Adinolfi y Pappas, 1968).

Frecuentemente se pueden encontrar partes de neuronas muy cercanas entre sí, existiendo entre ellas un espacio entre las superficies celulares que las separan, con una distancia de aproximadamente 200 angstroms, en donde, aparentemente, no existe material intersticial.

En el núcleo caudado se observan dos tipos de axones terminales. El más común forma sinapsis axoespinosas, axodendríticas y axosomáticas y tiene pequeñas vesículas de aproximadamente 400 a 450 angstroms de diámetro, que pueden estar densamente agrupadas.

El segundo tipo de axón tiene vesículas más grandes, de 480 a 580 angstroms, algunas de las cuales pueden ser aplanadas, y forman sinapsis axodendríticas o axosomáticas, pero nunca en las espinas dendríticas.

En el núcleo caudado existen muchas sinapsis axoespinosas, y generalmente una espina recibe más de un botón terminal; pero las regiones den-

dríticas alargadas y las somáticas no tienen botones sinápticos (Kemp, 1968).

La neuropila del núcleo caudado está formada por axones mielinizados y amielínicos, dendritas, varios procesos gliales y numerosos vasos sanguíneos pequeños. El diámetro de las fibras mielínicas varía de 0.3 a 1.6 micras; la mayoría tienen un diámetro de alrededor de 0.64 micras. Estas fibras aparecen aisladas o agrupadas, formando pequeños manojos (Adinolfi y Pappas, 1968). En proporción con las fibras mielinizadas, existe una mayor cantidad de fibras amielínicas (Kemp, 1968).

Conexiones bidireccionales

Existen evidencias que indican que el núcleo caudado establece conexiones tanto con estructuras del sistema eferente somático, como con estructuras del sistema eferente visceral, del sistema aferente y del sistema límbico.

Sistema eferente somático

Corteza cerebral-núcleo caudado

Se describe una relación importante entre el núcleo caudado y la corteza cerebral. La estimulación del núcleo caudado con un pulso cuadrado produce una inhibición en la descarga neuronal de la corteza somática sensorial, que dura de 50 a 300 mseg (Nestianu y colaboradores, 1967).

Las regiones anteriores de la corteza cerebral provocan respuestas en el núcleo caudado, que tienen latencias menores que las de las respuestas provocadas por la estimulación de las regiones posteriores; esto indica una conexión más directa de la porción anterior de la corteza cerebral al núcleo caudado que de la porción posterior (Rocha-Miranda, 1965). Así, por ejemplo, se conocen conexiones muy importantes entre el núcleo caudado y la corteza prefrontal (Johnson y colaboradores, 1968): las fibras de la porción dorsal del sulcus principalis pasan por la cápsula interna, entran al fascículo subcalloso y, a través de la porción rostral de la cabeza del núcleo caudado, van a terminar en las células de la porción dorsal del mismo. Otras fibras de la región del sulcus principalis terminan en la porción dorsolateral de la parte rostral de la cabeza del núcleo caudado. Tanto fibras del área orbital lateral, como fibras de la circunvolución medial orbital terminan en la porción ventrolateral de la cabeza del núcleo caudado. Fibras del área posterior medial orbital terminan en la porción ventral de la cabeza del núcleo caudado (Johnson y colaboradores, 1968).

Estudios de microscopía electrónica acerca de las terminaciones de las fibras aferentes en el núcleo caudado indican que, tras una lesión extensa en la corteza cerebral, fibras degeneradas mielínicas, amielínicas y terminales se encuentran en toda la cabeza del núcleo caudado. Los botones sinápticos, en contigüidad con las espinas dendríticas que provienen de las dendritas de todos tamaños, son los que más se degeneran; sin embargo, terminales en dendritas medianas y pequeñas también lo hacen, aunque en menor cuantía. Por último, hay degeneración ocasional en los botones terminales de las sinapsis axosomáticas en células de tamaño mediano (Kemp, 1968).

Globus pallidus-núcleo caudado

Voneida (1960), después de lesionar el núcleo caudado en el gato y en el mono, encontró degeneración de fibras que parten de la cabeza del núcleo caudado, pasan en dirección ventral, caudal y lateral, entran a la porción anterior de la cápsula interna, continúan en dirección ventrolateral y caudal, atraviesan el brazo lateral de la comisura anterior, desviándose en dirección medial, y entran en la división media del globus pallidus, donde muchas terminan.

Szabo (1962) encontró que, en monos, las porciones laterales del núcleo caudado proyectan al segmento externo del globus pallidus y, en menor grado, al segmento interno; en cambio, fibras de la porción medial del núcleo caudado terminan en los dos segmentos de manera similar.

Sustancia nigra-cerebelo-oliva inferior-núcleo caudado

El núcleo caudado tiene conexiones con la sustancia nigra, de tal manera que su estimulación eléctrica provoca activación de las neuronas nigrales ipsilaterales, con una latencia de 3 a 4 mseg. Las neuronas de la sustancia nigra, que son activadas por la estimulación del núcleo caudado, se encuentran en las porciones rostrales (Frigyesi y Purpura, 1967). Por otro lado, la estimulación de la sustancia nigra produce activación de neuronas del núcleo caudado, situadas en la porción medial de éste. La latencia de la respuesta varía de 8 a 30 mseg (Feltz y MacKenzie, 1969). Estas respuestas se interpretan como evidencia de una conexión directa entre la sustancia nigra y el núcleo caudado (Frigyse y Purpura, 1967). Por otra parte, se describen respuestas en el núcleo caudado provocadas por la estimulación de sustancia nigra, con una menor latencia, que se identifican como resultado de una activación antidrómica.

Tras la lesión del núcleo caudado (Voneida, 1960) se observan fibras degeneradas, que alcanzan el polo rostral de la sustancia nigra *(pars reticulata)*, en donde terminan (Voneida, 1960).

El núcleo caudado también se conecta con la corteza del cerebelo. Es posible registrar potenciales provocados en el cerebelo, mediante la estimulación de la porción lateroventral del núcleo caudado. Estos potenciales son de dos tipos: uno con una pequeña latencia (de 4 a 6 mseg), que se registra con mayor amplitud en el lóbulo símplex; el otro, con mayor latencia (de 12 a 17 mseg), que se registra en el lóbulo paramediano. La respuesta de corta latencia se distribuye uniformemente en la sustancia gris del cerebelo; la de mayor latencia es máxima en la región de las células de Purkinje (Fox y Williams, 1968).

El núcleo caudado también tiene conexiones con la oliva inferior (Sedgwick y Williams, 1967b). La destrucción de esta última estructura hace que desaparezca la respuesta de larga latencia, registrada en el cerebelo (Fox y Williams, 1968).

Sistema eferente visceral

Hipotálamo-núcleo caudado

La estimulación del núcleo caudado causa una inhibición en la frecuencia de descarga de las neuronas, en el hipotálamo anterior y en el posterior, que llega a durar hasta 2 000 mseg. En el hipotálamo anterior, la inhibición es mayor cuando se estimula el núcleo caudado ipsilateral (Feldman y Dafny, 1967). Esto indica que el núcleo caudado también se conecta con el hipotálamo.

Sistema límbico

Núcleo caudado-hipocampo

Existe una relación entre el núcleo caudado y el hipocampo, de tal forma que la estimulación del núcleo caudado aumenta la posdescarga hipocámpica que sigue de una excitación de esta estructura (Costin y colaboradores, 1963).

Sistema aferente

Tálamo-núcleo caudado

Una de las fuentes de conexiones aferentes más extensas del núcleo caudado es el tálamo. Johnson (1961) describió que el núcleo dorsomedial del tálamo manda fibras a los núcleos talámicos adyacentes; la mayoría de estas fibras cursan en dirección rostral hacia el núcleo ventral-anterior, hacia el núcleo reticularis y, en cantidad menor, hacia el

núcleo caudado. El núcleo centromediano, a su vez, contribuye con fibras al globus pallidus, al putamen y a la cabeza del núcleo caudado. Como el núcleo ventrolateral del tálamo dorsal contribuye con fibras a los núcleos medial e intralaminar talámicos, y de éstos salen fibras al núcleo caudado, al putamen y al globus pallidus, se establece un circuito, en donde el tálamo dorsal se relaciona con el striatum en forma directa e indirecta a través del núcleo reticular talámico.

Shimamoto y Verzeano (1954) describieron que la estimulación eléctrica de la porción rostral de la cabeza del núcleo caudado provoca potenciales en los siguientes núcleos talámicos:

a) Suprageniculado.
b) Centromediano.
c) Intralaminar.
d) Ventralis medialis.
e) Lateral.
f) Anterior.

Además, también hay respuestas en el núcleo subtalámico, en el núcleo entopeduncular, en la sustancia nigra y en el tegmento mesencefálico (Shimamoto y Verzeano, 1954).

Por otro lado, la estimulación del núcleo caudado, aplicada en la zona vecina de la cápsula interna, provoca alteraciones en la descarga de las neuronas del núcleo ventrolateral del tálamo (Marco y colaboradores, 1967).

A su vez (Kaji y colaboradores, 1968), la estimulación eléctrica de los núcleos talámicos inespecíficos, con excepción de la porción ventral del núcleo centromediano, provocan actividad de reclutamiento en el núcleo caudado. Dicha actividad está formada por potenciales positivos de dos tipos: grandes y pequeños. Los primeros muestran un reclutamiento en su amplitud, el cual es suprimido por la estimulación eléctrica con alta frecuencia de la formación reticular mesencefálica. La ablación de corteza cerebral hace que dichos potenciales disminuyan de magnitud; en cambio, los de pequeña magnitud no son afectados por la ablación cortical ni por la estimulación de la formación reticular mesencefálica (Kaji y colaboradores, 1968). Lo anterior hace suponer que los pequeños potenciales positivos se derivan de las neuronas activadas directamente por las conexiones tálamo-caudado, mientras que los otros potenciales dependen de un circuito mayor tálamo-corteza-núcleo caudado.

Una gran lesión en la porción anterior del tálamo produce una degeneración en las fibras mielínicas, amielínicas y terminales en toda la cabeza del núcleo caudado. Esta degeneración es similar a la observada después de la lesión extensa de corteza (Kemp, 1968), excepto que no

hay terminales axosomáticas degeneradas, aunque sí se observa degeneración de los botones sinápticos en contigüidad con las espinas dendríticas (Kemp, 1968). Una lesión combinada del tálamo y de la corteza cerebral, aunque provoca una degeneración más densa que con la lesión única, deja muchas fibras y terminales sin degenerar. Esto hace suponer la existencia de numerosas interconexiones dentro del mismo núcleo caudado. La veracidad de lo anterior lo demuestra el hecho de que después de la lesión, en la porción posterior de la cabeza del núcleo caudado, se observa una degeneración más densa en las regiones adyacentes del mismo núcleo que la producida por la lesión combinada del tálamo y la corteza cerebral (Kemp, 1968).

Formación reticular mesencefálica-núcleo caudado

Después de una lesión en el mesencéfalo, se observan fibras mielínicas y terminales en dendritas y espinas, que degeneran en la cabeza del núcleo caudado, aunque en menor cuantía que tras la lesión en el tálamo (Kemp, 1968).

La microscopia electrónica muestra que no hay una diferencia aparente en la zona de terminación de las distintas aferentes al núcleo caudado, aunque es posible que un estudio cuantitativo del tamaño de las dendritas relacionadas con las terminaciones degeneradas de uno u otro grupo de aferentes muestre alguna diferencia entre la distribución de las terminales en el árbol dendrítico (Kemp, 1968).

La existencia de la gran cantidad de conexiones entre el núcleo caudado y el sistema aferente talámico podría explicar el hecho de que el núcleo caudado responda a estimulaciones sensoriales (Albe-Fessard y colaboradores, 1960a; 1960b; Encabo y Buser, 1964; Sedwick y Williams, 1967a).

Estas respuestas "sensoriales" del núcleo caudado son potenciales con latencias grandes; por ejemplo, el potencial provocado en el núcleo caudado por un estímulo visual tiene una latencia de 25 a 60 mseg, por un estímulo auditivo es de 20 a 30 mseg, por un estímulo somático es de 20 a 27 mseg (Albe-Fessard y colaboradores, 1960a).

Por la estimulación eléctrica de los nervios de las extremidades (Sedwick y Williams, 1967a), las neuronas del núcleo caudado responden con una latencia de 40 mseg (figura 3.17).

Por otro lado, se sabe que el núcleo caudado tiene una influencia inhibitoria sobre la actividad de la formación reticular mesencefálica y del sistema talámico difuso (Buchwald y colaboradores, 1961a; Heuser y colaboradores, 1961; Demetrescu y colaboradores, 1965; Demetrescu, 1967) y, en general, ejerce una modulación inhibitoria sobre la actividad sensorial (Demetrescu y Demetrescu, 1962; Krauthamer y Albe-Fessard,

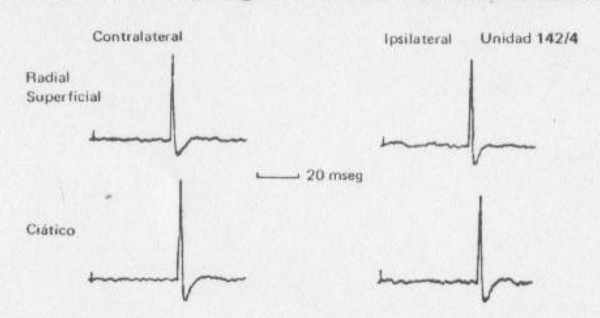


FIG. 3.17 Se muestra una unidad del núcleo caudado que responde a la estimulación eléctrica de los nervios de las cuatro extremidades. La unidad responde con una espiga única después de un retardo de 40 mseg. (Tomado de Sedgwick y Williams, 1967.)

1963; Krauthamer, 1963; Demetrescu y colaboradores, 1965). Estas influencias podrían cursar a través de las conexiones que se establecen entre el núcleo caudado, el tálamo y la formación reticular mesencefálica.

Estudios conductuales

Que el núcleo caudado tenga una estructura neuronal muy peculiar, aunado a la existencia de conexiones muy amplias de esta estructura con la mayor parte del sistema nervioso central, por un lado, con los sistemas aferentes específicos e inespecíficos; que aparentemente modifique tanto la actividad de la FR mesencefálica, como la actividad del sistema talámico difuso, por otro lado; y que tenga una conexión con los sistemas eferentes, tanto piramidal como extrapiramidal, hacen muy probable que el núcleo caudado participe de manera significativa en los procesos responsables de la adquisición y mantenimiento de respuestas condicionadas, cuando menos en las que se incluya de manera importante la actividad motora.

Se ha descrito que la lesión del núcleo caudado afecta diversas fases de los procesos de aprendizaje. La lesión bilateral del núcleo caudado produce una pérdida total de la habilidad para emitir respuestas de retardo (Dean y Davis, 1959). La prueba de retardo consiste en colocar un reforzamiento en una de dos cajas idénticas, colocadas a la vista, pero fuera del alcance de un sujeto. Después de que éste ha observado en cuál de las dos cajas está el reforzamiento, se le impide durante cierto tiempo (retardo) su visión de las cajas. En seguida de este retardo, se permite la manipulación de las cajas, observando si el sujeto acierta a tomar la caja con el reforzamiento. Monos a los que se les lesiona el núcleo caudado en forma bilateral, pierden este condicionamiento, aun si el retardo es mínimo (Dean y Davis, 1959). La lesión unilateral del

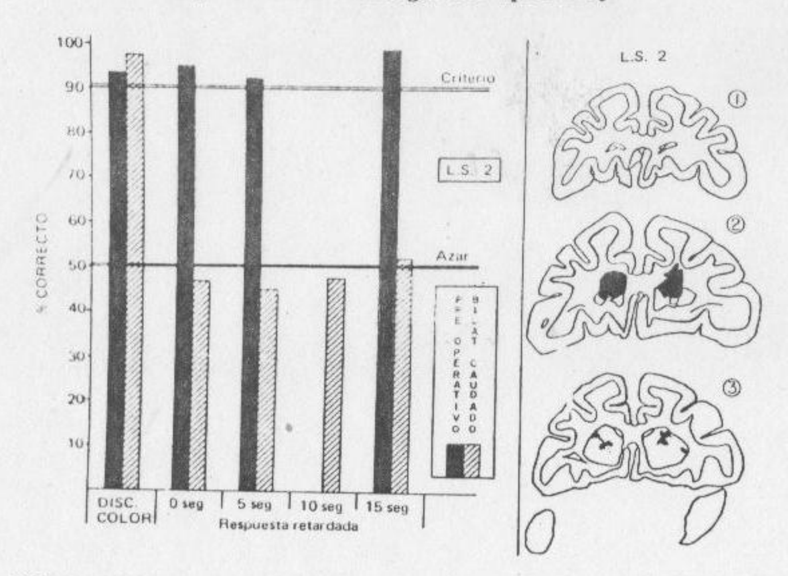


FIG. 3.18 La lesión del núcleo caudado bilateral deteriora el condicionamiento de retardo. Las primeras dos barras son el resultado en discriminación de colores. Las siguientes son resultados de las pruebas de retardo. A la derecha se presentan las localizaciones histológicas de las lesiones. Las barras negras indican el porcentaje de aciertos en animales intactos. Las barras con rayas muestran lo mismo en animales con lesiones bilaterales del núcleo caudado. (Tomado de Dean y Davis, 1959.)

núcleo caudado produce una pérdida parcial de esta habilidad. La pérdida parece relacionarse con la cantidad de estructura lesionada (Dean y Davis, 1959), (figura 3.18).

El déficit que se observa en el condicionamiento de retardo parece no ser privativo de la lesión del núcleo caudado. Se han encontrado resultados similares tras la lesión restringida de la corteza frontal (Battig y colaboradores, 1962); sin embargo, debido a la gran cantidad de conexiones entre la corteza frontal y el núcleo caudado, se podría pensar que los efectos de deterioro en el condicionamiento de retardo se deben a la alteración de un mismo sistema frontocaudado. Asimismo, la lesión de la corteza frontal o del núcleo caudado produce un déficit en el condicionamiento de discriminación (Battig y colaboradores, 1962).

Además de haber un déficit en el condicionamiento de retardo y en el de discriminación, se observa que la lesión bilateral del núcleo caudado hace que sea muy difícil para un animal adquirir y mantener un condicionamiento de alternación (Chorover y Gross, 1963). Este tipo de aprendizaje consiste en que el sujeto accione primero una palanca colocada en un extremo de la caja de Skinner y en seguida accione otra,

la cual es reforzada sólo si ocurre esta alternación (primero una palanca y luego la otra). Ratas a las que se les lesiona el núcleo caudado en forma bilateral, tardan más tiempo en adquirir el condicionamiento de alternación y cometen más errores que ratas normales (Chorover y Gross, 1963).

Por otro lado, la lesión unilateral del núcleo caudado en ratas bloquea la conducta de accionar una palanca con la pata anterior contralateral, sin afectar la misma conducta con la pata homolateral (Hansing y colaboradores, 1968).

La lesión bilateral del núcleo caudado, en ratas a las que se les somete a un condicionamiento instrumental utilizando un esquema de intervalo fijo, hace que aumente el número de respuestas en el periodo de supresión entre cada aplicación. Esto indica que el núcleo caudado se relaciona con el proceso de inhibición de conductas motoras.

Schmaltz e Isaacson (1968) observaron que la lesión del núcleo caudado en ratas produce un deterioro temporal posoperatorio en una conducta condicionada instrumental. Ratas con lesión en la corteza frontal no tienen este deterioro. Cuando se recupera la respuesta tras la lesión, las ratas con el núcleo caudado destruido son lesionadas en la corteza frontal; de la misma manera, aquéllas con la corteza frontal lesionada lo son también en el núcleo caudado. Cuando la lesión en la corteza frontal se añade a la lesión del núcleo caudado hay deterioro; cuando, a la lesión de la corteza frontal se aúna la lesión del núcleo caudado, se produce un deterioro mucho mayor en la respuesta condicionada (Schmaltz e Isaacson, 1968).

La lesión del núcleo caudado produce un déficit en la conducta de inhibición de una respuesta condicionada de prevención pasiva, sin haber efecto sobre la inhibición de la respuesta incondicional (Kireby y Kimble, 1968). En una situación activa, los animales con lesión del núcleo caudado no pueden aprender la respuesta de escape y de prevención.

Por otro lado (Gybels y colaboradores, 1967), pequeñas lesiones electrolíticas unilaterales del núcleo caudado en gatos producen disturbios en su actividad motora y sensorial compleja, permaneciendo las funciones motoras y sensoriales elementales sin alteración. Aparentemente, las dificultades se relacionan con la conducta adaptativa motora contralateral cuando el animal se enfrenta a una situación compleja. También se observa que el animal presenta falta de atención a objetos situados en el lado contralateral al de la lesión. Si la lesión es bilateral, las dificultades son más pronunciadas y se presentan en las cuatro extremidades. El animal presenta catatonia al principio y después una franca hipoquinesia. Si se presenta un ratón al animal, éste no le atiende (Gybels y colaboradores, 1967). Este síndrome parece relacionarse estrechamente con una falla en los mecanismos de atención y en la conducta adaptativa ante una

situación cuya característica principal es la complejidad (Gybels y colaboradores, 1967).

Por otro lado, la estimulación del núcleo caudado a baja frecuencia y con 0.5 y 1.0 miliamperes de intensidad, provoca la supresión total de los movimientos condicionados de accionar una palanca para recibir alimento, ante la aplicación de un EC (Buser y colaboradores, 1964). La misma estimulación no inhibe movimientos incondicionados, tales como sostener el alimento con la pata, volver la cabeza, masticar y caminar (Buser y colaboradores, 1964).

Otros estudios (Rubinstein y Delgado, 1963) indican que la estimulación eléctrica del núcleo caudado provoca inhibición específica de la conducta de aproximación y de la fase consumatoria de una reacción alimenticia, además de una inhibición de la conducta condicionada de prevención.

La lesión bilateral del núcleo caudado parece relacionarse en forma directa con la adquisición y mantenimiento de la inhibición condicionada.

La inhibición condicionada (véase el capítulo 1) y su relación con el núcleo caudado fue estudiada por Brust-Carmona mediante el siguiente procedimiento: se aplicaba una serie de cuatro destellos con intervalo de un segundo, y en seguida un reforzamiento positivo (carne). La estimulación visual continuaba asociada al reforzamiento hasta que, ante los destellos, el sujeto (gato) desarrolla una conducta de aproximación al lugar donde se aplicaba el EI. Lograda la adquisición de esta respuesta "positiva", se empieza a aplicar la misma serie de destellos; pero, a partir del segundo destello, aparece una serie de cuatro sonidos breves, con un intervalo de un segundo entre cada uno de ellos. Este patrón de estimulación destellos-sonidos no es reforzado, de modo que llega un momento en que el animal aprende a inhibir su conducta de aproximación por lo menos durante un segundo, o sea, el tiempo suficiente que le "indica" si es que va a recibir reforzamiento (destellos aislados) o si no lo va a recibir (destellos-sonido). A esta conducta inhibitoria se le llama de *inhibición condicionada.* Gatos a los que se les lesiona en forma bilateral el núcleo caudado, se ven imposibilitados para adquirir y mantener la inhibición condicionada, sin que la lesión afecte la conducta motora incondicionada.

De la misma forma Brust-Carmona y sus colaboradores (1967b) encontraron que la aplicación tópica en el núcleo caudado de anestésicos locales, produce un aumento en el número de errores cometidos por los sujetos cuando se les aplica el patrón de estimulación destellos-sonido; en cambio, la aplicación de dosis muy bajas de adrenalina (4 gamas) produce un aumento en la capacidad de inhibir la conducta ante la aplicación del mismo patrón. El efecto ante las dos sustancias es temporal, de modo que los sujetos vuelven a las condiciones de preaplicación en un

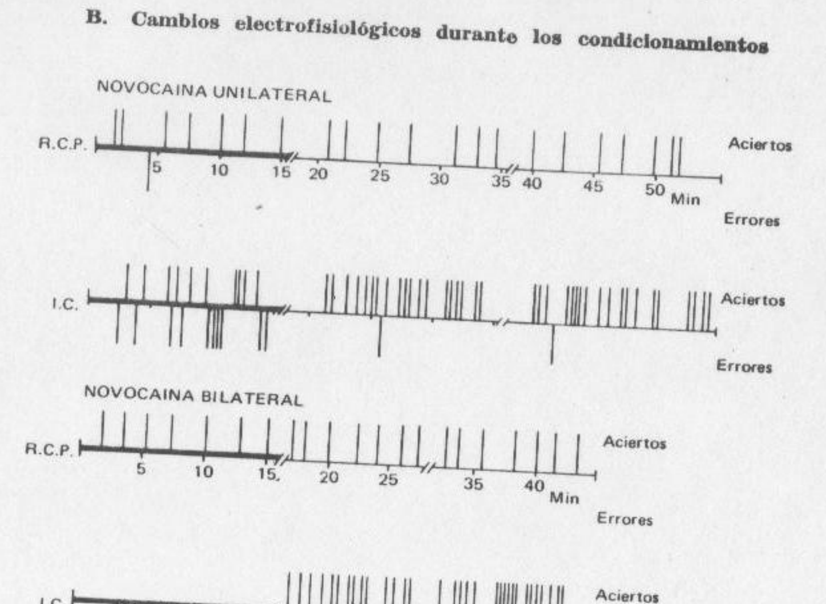


FIG. 3.19 La aplicación de novocaína en la cabeza del NC: produce una disminución de las respuestas correctas del IC, siendo más acentuado y duradero el efecto cuando la microinyección fue bilateral. Sin modificación importante de la RCP. N.C.: núcleo caudado; I.C.: inhibición condicionada; R.C.P.: respuesta condicionada positiva. (Tomado de Brust y colaboradores, 1971.)

lapso de 30 minutos para el anestésico y de 150 minutos para la adrenalina. Esto hace pensar que la modificación conductual, en este caso, se relaciona con una alteración temporal en la actividad neuronal del núcleo caudado (figura 3.19).

Recientemente Prado Alcalá (1970) y colaboradores (1973) encontraron que la aplicación de atropina y de KC1 3M en el núcleo caudado hace que el animal pierda temporalmente la conducta condicionada positiva en un esquema de condicionamiento semejante al mencionado y en un condicionamiento de accionar palanca (figura 3.20).

Actividad eléctrica del núcleo caudado durante el aprendizaje

Los estudios de la actividad eléctrica del núcleo caudado durante el aprendizaje son relativamente pocos y se relacionan con los cambios que sufre un potencial lento y de larga latencia durante el proceso de condicionamiento y extinción.

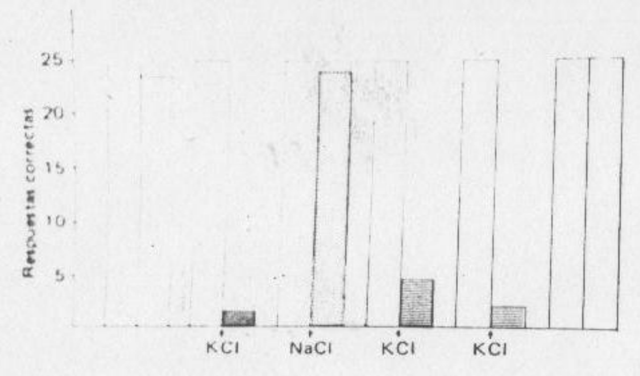


FIG. 3.20 Las columnas representan el número de respuestas correctas en un condicionamiento tipo pavloviano. La aplicación tópica de KCl 3M en el núcleo caudado deteriora la respuesta condicionada. El mismo volumen de NaCl isotónico no provoca cambios. (Tomado de Prado-Alcalá y colaboradores, 1973.)

Galambos y sus colaboradores (1955), Galambos (1958) y Galambos y Sheatz (1962) encontraron que potenciales lentos de larga latencia registrados en el núcleo caudado, ante estimulación sensorial, sufrían un aumento si se asociaba el estímulo que los producía con un reforzamiento, y decrecían en un proceso de extinción, aun en animales paralizados con flaxedil (véase el capítulo 3). Resultados similares han sido obtenidos más recientemente por Grinberg-Zylberbaum y colaboradores (1973) (figuras 3.21 y 3.22). (Véase el capítulo 4.)

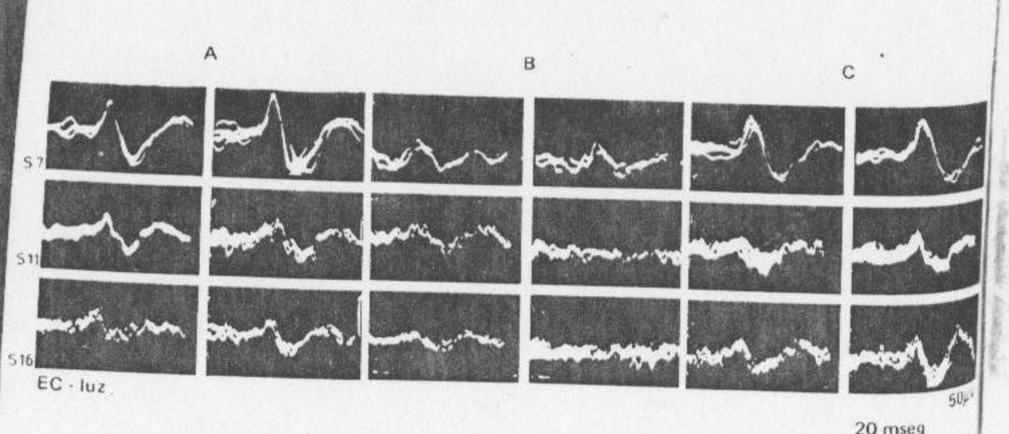


FIG. 3.21 A: Los potenciales provocados en el núcleo caudado por un estímulo condicionado (luz) en tres gatos, se incrementan durante el mantenimiento de la R.C; B: decrecen durante la extinción y C: reaparecen durante el reacondicionamiento. (Tomado de Grinberg-Zylberbaum y colaboradores, 1973.)

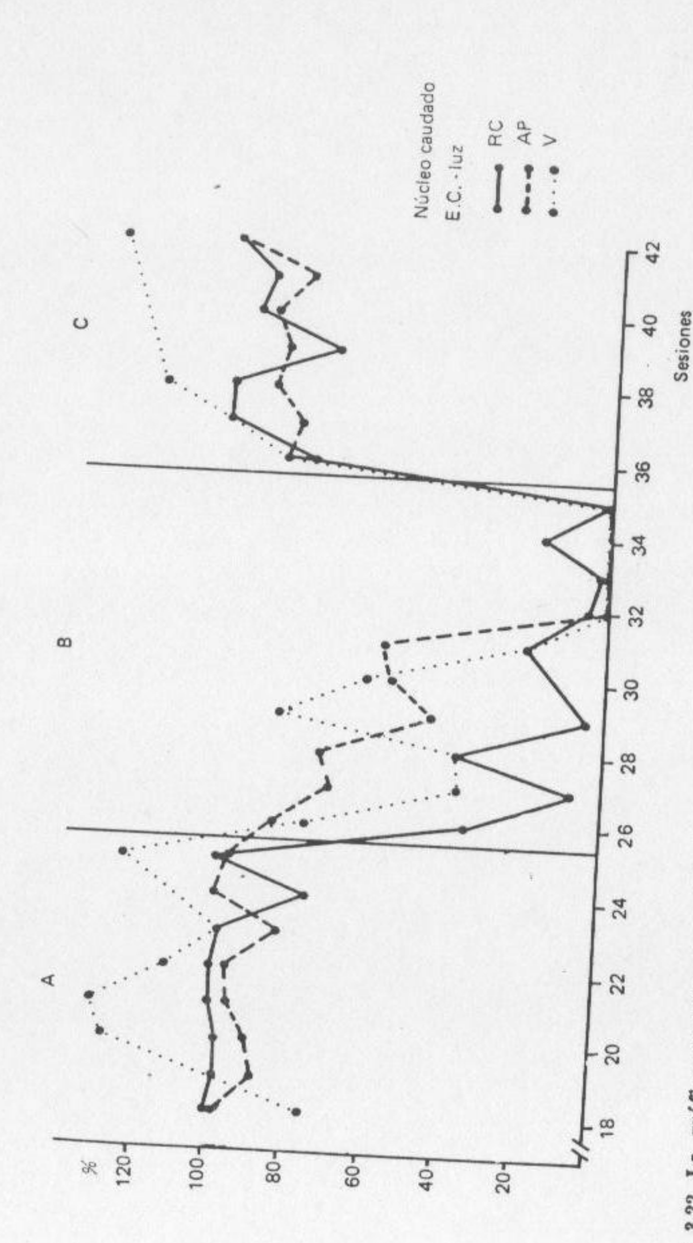


FIG. 3.22 La gráfica muestra el porcentaje de respuestas correctas (línea continua RC); la aparición de potenciales provocados (línea interrumpida AP) y el voltaje de los mismos (línea punteada V) durante A: el mantenimiento, B: la extinción y C: el reacondicionamiento. La correlación entre las tres variables es estadísticamente significativa ($p < 0.01$) y muy alta (entre 0.89 y 0.90). Es el registro del núcleo caudado de gatos sometidos a un condicionamiento instrumental de aproximación. (Tomado de Grinberg-Zylberbaum y colaboradores, 1973.)

RESUMEN

1. El núcleo caudado tiene una estructura neuronal caracterizada por su homogeneidad y por una gran proporción de axones amielínicos y neuronas pequeñas.
2. El núcleo caudado se conecta en forma bidireccional con:

- La sustancia nigra.
- La corteza del cerebelo.
- La oliva inferior.
- El hipocampo.
- El hipotálamo.
- La corteza somática sensorial.
- La corteza prefrontal y frontal.
- El globus pallidus.
- El mesencéfalo.
- Los núcleos intralaminares y de la línea media del tálamo.
- Otros núcleos talámicos.

3. El núcleo caudado se relaciona con los siguientes procesos y fases del aprendizaje:

- Con el condicionamiento de retardo.
- Con el condicionamiento de discriminación.
- Con el condicionamiento de alternación.
- Con el condicionamiento de prevención.
- Con la inhibición condicionada.
- Con el condicionamiento alimenticio.

4. El núcleo caudado se relaciona con la modulación de la actividad sensorial, de la actividad cortical, de la actividad del sistema talámico difuso y de la FR mesencefálica.
5. El núcleo caudado es una estructura polisensorial.
6. La actividad eléctrica del núcleo caudado parece modificarse durante algunos procesos de aprendizaje.

BIBLIOGRAFÍA

Adey, W. R., Dunlop, C. W. y Hendrix, M. S. Hippocampal slow waves in learning. *Arch. Neurol.* (Chicago), 1960, *3,* 74-90.

Adey, W. R. Studies of hippocampal electrical activity during approach learning. En la obra *Brain mechanisms and learning.* Edit. A. Fessard. *Blackwell Scient. Public.,* 1961, 577.

Adey, W. R., Walter, D. O. y Lindsley, D. F. Subthalamic lesions. Effects on learned behavior and correlated hippocampal and subcortical slow-wave activity. *Arch. Neurol* (Chicago), 1962, *6,* 194-207.

Adinolfi, A. M. y Pappas, G. D. The fine structure of the caudate nucleus of the cat. *J. Comp. Ner.,* 1968, *133,* 167-184.

Albe-Fessard, Oswaldo-Cruz, E. y Rocha-Miranda, C. Activités écoquées dans le nojau caudé du chat en réponse á des types divers d'afférences. Létude macrophisiologique. *EEG. Clin. Neurophysiol,* 1960a, *12,* 405-420.

Albe-Fessard, D., Rocha-Miranda, C. y Oswaldo-Cruz E. Activités évoquées dans le noyau caudé du chat en réponse á des types divers D'afférences. Il Etude Microphysiologique. *EEG. Clin. Neurophysiol,* 1960b, *12,* 649-661.

Albe-Fessard, D. y Fessard, A. Thalamic integrations and their consequences at the telencephalic level. En la obra *Brain Mechanisms,* compilada por Giuseppe Moruzzi, Albert Fessard y Herbert H. Jasper. Elsevier Publishing Company, 1963, 115-154.

Anokhin, P. Specific nature of the activating effect of reticular formation on the cerebral cortex. Proceedings of the 21st. International Physiological Congress, Buenos Aires, 1959, 17.

Anokhin, P. EEG analysis of corticosubcortical relations in positive and negative conditioned reactions. *Ann. N. Y. Acad. Sci.,* 1961, *92,* 899-938.

Apelbaum, J., Silva, E. E. y Frick, O. Frequency discrimination and "arousal" reaction. Proceedings of the 21st. Internat. Physiological Congress. Buenos Aires, 1959, 18.

Apelbaum, J., Silva, E. E., Frick, O., Bach y Rita, G. y Segundo, J. P. Specificity and biasing of arousal reaction habituation. *EEG. Clin. Neurophysiol,* 1960, *12,* 829-840.

Bach y Rita, G., Brust-Carmona, H., Peñaloza-Rojas, J. y Hernández-Peón, R., Absence of para-auditory descending influences on the cochlear nucleus during distraction and habituation. *Acta Neurol. Latinoamer.,* 1961, *7,* 73.

Battig, K., Rosvold, H. E. y Mishkin, M., Comparision of the effects of frontal and caudate lesions on discrimination learning in monkeys. *Journal comp. Physiol. Psychol.,* 1962, vol. 55, núm. 4, 458-463.

Beck, E., Doty, R. W. y Kooi, K. A., Electrocortical reactions associated with conditioned flexion reflexes. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1958, *10*, 279-289.

Bickford, R. G., Galbraith, R. F. y Jacobson, J. L., The nature of averaged evoked potentials recorded from the human scalp. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1963, *15*, 720.

Bishop, G. H. y O'Leary, J. L., Factors determining the form of the potential record in the vecinity of the synapses of the dorsal nucleus of the lateral geniculate body. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 1942, *19*, 315.

Brazier, M. A., The electrical activity of the nervous system. Pitman Medical Publishing Co., Ltd., 1960.

Brazier, M. A., Responses in non-specific systems as studied by averaging techniques. En la obra *Brain Mechanisms*, editada por Giuseppe Moruzzi, A. Fessard y Herbert H. Jasper. Elsevier Publishing Company, 1963, págs. 349-373.

Bremer, F., "Cerveau isolé et physiologie du sommeil". *C. R. Soc. Biol.* París, 1935, *118*, 1234-1242. Citado por Mary A. B. Brazier en "The electrical activity of the Nervous System", págs. 212-214. Pitman Medical Publishing Co. Ltd., 1960.

Bremner, F. J., Hippocampal activity during avoidance behavior in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1964, *58*, 16-22.

Bremner, F. J., Hippocampal electrical activity during classical conditioning. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1968, vol. 66, núm. 1, 35.

Brugge, J. F., An electrographic study of the hippocampus and neocorex in unrestrained rats following septal lesions. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1965, *18*, 36-44.

Brust-Carmona, H., Mecanismos subcorticales del aprendizaje. Habituación del nistagmo posrotatorio. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis para obtener el título de médico cirujano, 1958.

Brust-Carmona, H. y Hernández-Peón, R., Sensory transmission in the spinal cord during attention and tactile habituation. Proceedings of the 21st. International Physiological Congress, Buenos Aires, 1959, 44.

Brust-Carmona, H., Márquez Islas, A. y Mascher G., Ingrid, Cambios aferentes durante el condicionamiento pavloviano. *Acta Physiol. Latin. Americ.*, 1967a, 17, 1-5.

Brust-Carmona, H., J. H. Peñaloza Rojas, G. Chong King, J. Grinberg, R. Prado y R. Zimermann, Efectos de la inyección de anestésicos y de adrenalina en el núcleo caudado sobre una respuesta instrumental y su inhibición condicionada. Presentado en el XI Congreso Interamericano de Psicología. México, D. F., 1967b. *Memorias*, pág. 98.

Brust-Carmona, H., Prado-Alcalá, R. y Grinberg-Zylberbaum, J., Bloqueo reversible de respuestas condicionadas motoras por la aplicación de anestésicos locales en el núcleo caudado. *Bol. Est. Med. Biol.*, *27*, 109-114, México, 1971.

Buchwald, N. A., Wyers, E. J., Okuwa, T. y Heuser, G., The "caudate-spindle". I. Electrophysiological properties. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1961a, *13*, 509-518.

Buchwald, N. A., Heuser, G., Wyers, E. J. y Lauprecht, B. A., The "caudate-spindle". III inhibition by high frecuency stimulation of subcortical structures. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1961b, *13*, 525-530.

Buchwald, N. A., Rakic, L., Wyers, E. J., Hull, C. y Heuser, G., Integration of visual impulses and the "caudate-loop". *Experimental Neurology.*, 1962, *5*, 1-20.

Buchwald, N. A., Horvath, F. E., Soltysik, S. y Romero Sierra, C., Inhibitory responses to basal ganglia stimulation. *Bol. Inst. Med., Biol.*, *22*, 363-377. México, 1964.

Buchwald, Halas, E. S., y Schramm, Sh., Comparision of multiple unit and EEG activity recorded from the same brain sites during behavional conditioning. *Nature*, 1965, *205*, 1 012-1 014.

Burés, J. y Burésova, O., Plastic changes of unit activity based on reinforcing properties of extracellular stimulation of single neurons. *J. of Neurophysiol.*, 1967, *30*, 98-113.

Burésova, O. y Burés, J., Classical conditioning and reticular units. *Acta Physiol. Acad. Sci. Hun.*, 1965, *26*, 53-57.

Buser, P., Ascher, P., Bruner, J., Jassik-Gerschenfeld, D. y Sindberg, R., Aspects of sensorimotor reverberation to acustic and visual stimuli. En la obra *Brain Mechanisms*, editada por Giuseppe Moruzzi, Alfred Fessard y Herbert, H. Jasper. Elsevier Publishing Company, 1963, págs. 294-324.

Buser, P., Rougeul, A. y Perret, C. L., Caudate and thalamic influences on conditional motor responses in the cat. *Bol. Inst. Estu. Méd. Biol.*, México, 1964, *22*, 293-307.

Buser, P., Subcortical controls of pyramidal activity. En la obra *The thalamus*, dirigida por Purpura P. Dominick y Yahr, D. Melvin. Columbia University Press., 1966, págs. 323-347.

Butkhuzi, S. M., Electrophysiological analysis of cortical control of the caudate nucleus. *Fiziologicheskii Zhurnal SSSR imen.* I. M. Sechenova, vol. 51, núm. 1, pág. 7, 1965.

Caton, R., "The electrical currents of the brain". *Brit. Med. J.*, 1875. 2, 278. Citado por Mary, A. B., Brazier en la obra *The Electrical activity of the nervous system*, pág. 195, Pitman Medical Publishing Co., Ltd., 1960.

Costin, A., Gutman, J. y Bergmann, F., Relationship between caudate nucleus and dorsal hippocampus in the rabbit. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1963, *15*, 997-1 005.

Crisler, G., Salivation is unnecessary for the establishment of the salivary conditioned reflex induced by morphine. *Amer. J. Physiol.*, 1930, *94*, 553-556. Citado en el *Handbook of Experimental Psychology*, editada por S. S. Stevens. John Wiley and Sons, pág. 759.

Chang Hsiang-tung y Kaada Birger, An analysis of primary response of visual cortex to optic nerve stimulation in cats. *J. Neurophysiol.*, 1950, *13*, 305-318.

Chang, H. T., The evoked potentials. *Handbook of Physiology*, Section I. Neurophysiology, vol. I, American Physiological Society, 1965, pág. 299.

Chorover, S. L. y Gross, C. G., Caudate nucleus lesions: behavioral effects in the rat. *Science*, 1963, *141*, 826-827.

Chow, K. L., Dement, W. C. y John, E. R., Conditioned electrocorticographic potentials and behavioral avoidance response in cat. *J. Neurophysiol.*, 1957, *20*, 482-493.

Davis, Hallowell, Enhancement of evoked cortical potentials in humans related to a task requiring a decision. *Science*, 1964, *145*, 182-183.

Dean, W. H. y Davis, G. D., Behavior changes following caudate lesions in rhesus monkey. Parte de una tesis presentada en la Faculty of the Graduate School of Lousiana State University, por Waid H., decano en la candidatura para el grado de doctor

en filosofía (psicología). *J. Neurophysiol.*, 1959, *22*, 524-537.

Demetrescu, M. y Demetrescu, M., The inhibitory action of the caudate nucleus in cortical primary receiving areas in the cat. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1962, *14*, 37-52.

Demetrescu, M., Demetrescy, M. y Iiosif, G., The tonic control of cortical responsiveness by inhibitory na and facilitatory diffuse influences. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1965, *18*, 1-24.

Demestrescu, M., Ascending inhibitory and facilitatory influences controlling primary thalamo-cortical responsiveness. *Brain Research*, 1967, *6*, 36-47.

Dempsey, E. W. y Morison, R. S., The production of rhythmically recurrent cortical potencials after localized thalamic stimulation. *Amer. Journal Physiol.*, 1942, 135-293.

Donchin, E. y Cohen, L., Averaged evoked potentials and intramodality selection attention. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1967, *22*, 537-546.

Durup, G. y Fessard, A., L'electroencéphalogramme de l'homme. *Anée psychol.*, 1935, *36*, 1-32.

Eidelberg, E., White, J. C. y Brazier, M. A. B., The hippocampal arousal pattern in rabbits. *Exp. Neurol.*, 1959, *1*, 483.

Encabo, H. y Buser, P., Influence des aires primaires néocorticales sur les réponses sensorialles visuelles et acoustiques de la tete du noyav caudé. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1964, *17*, 144-153.

Favale, E., Loeb, C., Rossi, G. F. y Sacco, G., EEG synchronizing effect of low frecuency stimulation of the reticular formation. Procedings of the 21st. International Physiological Congress, Buenos Aires, 1959, 87.

Feldman, S. y Dafny, N., Single cell response in hypothalamus to caudate and peripheral stimuli. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1967, *22*, 589.

Feltz, P. y McKenzie, J. S., Properties of caudate unitary responses to repetitive nigral stimulation. *Brain Research*, 1969, *13*, 612-616.

Ferster, C. B. y Skinner, B. F., Schedules of reinforcement. Nueva York, Appleton-Century-Crofts, 1957.

Fox, M. y Williams, T. D., Responses evoked in the cerebellar cortex by stimulation of the caudate nucleus in the cat. *J. Physiol.*, 1968, *196*, 435-450.

Frigyesi, T. L. y Purpura, D. P., Electrophysiological analysis of reciprocal caudate-nigral relations. *Brain Research*, 1967, *6*, 440-456.

Galambos, R., Sheatz, G. y Vernier, V., Electrophysiological correlates of a conditioned responses in cats. *Science*, 1955, *123*, 376-377.

Galambos, R., Electrical correlates of conditioned learning. En la obra *The Central Nervous System and Behavior*, editada por M. Brazier. Josiah Macy Jr., Foundation, 1968, página 375.

Galambos, R. y Sheatz, G., An electroencephalograph study of classical conditioning. *Am. J. Physiol.*, 1962, *203* (1), 173-184.

Galeano, C., Electrophysiological aspects of brain activity during conditioning. A review. *Acta neurol. Latinoamer.*, 1963, *9*, 395-413.

Gershuni, G. V., Kozhevnikov, A. M., Maruseva, R. V., Arakyan, E. A., Radionova, J. A., Altman, J. A. y Soroko, V. I., Modifications in electrical responses of the auditory system in different states of the higher nervous activity. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1960, supl., *13*, 115-123.

Gogolák, G., Stumpf, Ch., Petsche, H. y Sterc, J., The fring pattern of septal neurons and the form of the hippocampal theta wave. *Brain Research*, 1968, *7*, 201-207.

Grastyán, E., Lissak, K., Madarász, I. y Donhoffer, H., Hippocampal electrical activity during the development of conditioned reflexes. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1959, *11*, 409-430.

Grastyán, E., The significance of the earliest manifestationes of conditionsing in the mechanism of learning. En la obra *Brain Mechanism and learning*. Edit. A. Fessard. Blackwell Scien. Public., 1961, pág. 243.

Green, J. D. y Arduini, A. A., Hippocampal electrical activity in arousal. *J. Neurophysiol.*, 1954, *17*, 533-557.

Grinberg-Zylberbaum, J., Prado-Alcalá, R. y Brust-Carmona, H., Correlation of evoked potentials on the caudate nucleus and conditioned motor responses. *Psysiology and Behavior*, 1973, *10* (6), 1 005-1 009.

Grinberg-Zylberbaum y E. Roy John, Evoked potentials and concept formation in man (en prensa, 1975).

Gybels, J., Mevlders, M., Callens, M. y Colle, J., Disturbances of viso motor integration in cats with small lesions of the caudate nucleus. *Archiv. Intern. Physiol. Biochim.*, 1967, *75* (2), 283-302.

Hall, R. D., Habituation of evoked potentials in the rat under conditions of behavioral control. *EEG. Clin. Neurophysiol*, 1968, *24*, 155-165.

Hansing, R. A., Schwartzbaum, J. S. y Thompson, J. B., Operant behavior following unilateral and bilateral caudate lesion in the rat. *Journal Comp. Physiol. Psychol.*, 1968, *66*, número 2, 378-388.

Hearst, E., Beer, B., Sheatz, G. y Galambos, R., Some electrophysiological correlates of conditioning in the monkey. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1960, *12*, 137.

Hernández-Peón, R., Central mechanism controlling conduction along central sensory pathways. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1955, *1*, 256-264.

Hernández-Peón, R., Scherrer, H. y Velasco, M., Central influences on afferent conduction in the somatic and visual pathways, *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1956a, *2*, 8.

Hernández-Peón, R., Scherrer, H. y Jouvet, M., Modification of electric activity in cochlear nucleus during "attention" in unanesthesized cats. *Science*, 1956b, *123*, 331-332.

Hernández-Peón, R., Jouvet, M. y Scherrer, H., Auditory potentials at cochler nucleus during acoustic habituation. *Acta neurol. Latinoamer.*, 1957a, *3*, 144.

Hernández-Peón, R., Guzmán-Flores, G., Alcaraz, M. y Fernández-Guardiola, A., Sensory transmission in visual pathway during "attention" in unanesthetized cats. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1957b, *3*, 1-8.

Hernández-Peón, R., Guzmán-Flores, C., Alcaraz, M. y Fernández-Guardiola, A., Habituation in the visual pathway. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1968, *4*, 121.

Hernández-Peón, R., Centrifugal control of sensory inflow to the brain and sensory perception. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1959, *5*, 279.

Hernández-Peón, R. y Brust-Carmona, H., Inhibition of tactile and nociceptive spinal evoked potentials in the cat during distraction. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1961a, *7*, 289.

Hernández-Peón, R., Brust-Carmona, H., Peñaloza-Rojas, J. y Bach y Rita, G., The efferent control of afferent signals entering the central nervous system. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1961b, *89*, 866-882.

Heuser, G., Buchwald, N. A. y Wyers, E. J., The "caudate spindle" II. Facilitatory and inhibitory caudate cortical pathways, *EEG. Clin. Neurophysiol*, 1951, *13*, 519-524.

Hillyard, S. A. y Galambos, R., Effects of stimulus and response contingencies on a surface negative slow potential shift in man. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1967, *22*, 297-304.

Holmes, J. E. y Adey, W. R., Electrical activity of the entorphinal cortex during conditioned behavior. *American J. Physiol.*, 1960, *199*, 741-744.

Horn, G. y Hill, R. M., Habituation of the reponse to sensory stimuli of neurons in the brain stem of rabbits. *Nature*, 1964, *202*, 296-298.

Horvarth, F. E., Soltysik, S. y Buchwald, N. A., Spindles elicited by estimulation of the caudate nucleus and internal capsule. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1964, *17*, 670-676.

Iwama, K., Delayed conditioned reflex in man and brain waves. *Tohoku J. Exp. med.*, 1950, *52*, 53-62.

Jasper, H. H. y Cruikshan, K., Electroencephalography II: Visual stimulation and the after image as affecting the occipital alpha rhythm. *J. Gen. Phychol.*, 1937, *17*, 29-48. Mencionado en: *A textbook of physiological psychology*. Grossman, S. P. John Wiley and Sons, Inc., pág. 624, 1967.

Jasper, H., Diffuse projection systems; the integrative action of the thalamic reticular system. *EEG, Clin. Neurophysiol.*, 1949, *1*, 405-420.

Jasper, H., Ricci, G. y Doane, B., Microelectrode analysis of cortical cell discharge during conditioned avoidance conditioning in the monkey. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1960, supl. *13*, 137.

Jasper, H. y Ajmone-Marsan, C., A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. The National Research Council of Canada, Otawa 2, Canadá.

John, E. R. y Killam, K. F., Electrophysiological correlates of avoidance conditioning in the cat. *J. Pharmacol. exp. Therap.*, 1959, *125*, 252.

John, E. R. y Killam, K. F., Electrophysiological correlates of differential approach avoidance conditioning in cats. *J. nerv. ment. dis.*, 1960, *136*, 183-201.

John, E. R., Ruchkin, D. S. y Villegas, J., Experimental background: signal analysis and behavioral correlates of evoked potential configurations in cats. *Ann. N. Y. Acad. Sci*, 1964, *112*, 362-420.

John, E. R. Ruchkin, D., Leiman, A., Sachs, E. y Ahn, H., Average computing of evoked responses during avoidance conditioning. En la obra *Proceedings of the symposium "corticosubcortical relationship in sensory regulation"*. Academy of Sciences, La Habana, Cuba, 1966, págs. 423-437.

Johnson, T. N., Fiber connections between the dorsal thalamus and corpus striatum in the cat. *Exp. Neurology*, 1961, *3*, 556-569.

Johnson, T. N., Rosvold, H. E. y Mishkin, M., Projections from behaviorally-defined sectors of the prefrontal cortex to the basal ganglia, septum and diencephalon of the monkey. *Exp. Neurology*, 1968, *21*, 20-34.

Kaji, S., Izumi, T. y Baba, M., Recruiting response in caudate nucleus. *Exp. Neurology*, 1968, *22*, 26-39.

Kamikawa, K., Mcllwain y Adey, R., Response patterns of thalamic neurons during classical conditioning. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1964, *17*, 485-496.

Kellog, W. N., Scott, V. B., Davis, R. C. y Wolf, I. S., Is movement necesary for learning?, *J. Comp. Phychol.*, 1940, *29*, 43-74. Citado en el *Handbook of experimental Psychology*, editado por S. S. Stevens. John Wiley and Sons, pág. 759.

Kemp, J. M., An electron microscopic study of the terminatioń of afferent fibres in the caudate nucleus. *Brain Research*, 1968, *11*, 464-467.

Kennedy, J. L., Gottsdander, M., Armington, J. C. y Gray, F. E., A new electroencephalogram associated with thinking. En la obra *Thinking Studies of Covert Language Processes*, editada por F. J. McGuigan. Century Psychol. Series, 1966.

Key, B. J., Correlation of behavior with changes in amplitude of cortical potencial evoked during habituation by auditory stimuli. *Nature*, 1965, *207*, 441-442.

Kireby, R. J. y Kimble, D. P., Avoidance and escape behavior following striatal lesions in the rat. *Experim. Neurol.*, 1968, *20*, 215-227.

Klinke, R., Fruhstorfer, H. y Finkenzeller, P., Evoked responses as a function of external and stored information. *EEG. Clin. Neurophysiol*, 1968, *25*, 119-122.

Kogan, A. B., The manifestations of processes of higher nervous activity in the electrical potentials of the cortex during free behavior of animals. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1960, supl. 13, 51-64.

Krauthamer, G. y Albe-Fessard, D., The inhibition of nonspecific sensory activities following striopallidal and capsular stimulation. *CR. Acad., Sci.* (París), 1963, *256*, 265.

Krauthamer, G. M., Inhibition of evoked potentials by striatal stimulation and capsular stimulation. *CR. Acad. Science*, 1963, *142*, 1 175-1 176.

Laursen, A. M., Caudate nucleus and electrocortical activation in cats. *Acta Physiol., Scand.*, 1961a, *53*, 233-238.

Laursen, A. M., Electrical signs of the relation between caudate nucles and cerebral cortex in cats. *Acta Physiol. Scand.*, 1961b, *53*, 218.

Lesse, H., Electrographic recording of amygdaloid activity during a conditioned response. *Fed. Proc.*, 1957, *16*, 79.

Lifschitz, W., Palestini, M. y Armengol, V., Habituation in lemniscal and extralemniscal system. Procedings of the 21st. International Physiological Congress, Buenos Aires, 1959, 164.

Light, J. S. y Gantt, W. H., Essential part of reflex arc for establisment of conditioned reflex. Formation of conditioned reflex, after exclusions of motor peripheral end. *J. Comp. Psychol.*, 1936, *21*, 19-36.

Lissak, K. y Grastyán, E., The posible role of the hippocampus in the conditioning process. Procedings of the 21st. International Physiological Congress, Buenos Aires, 1959, 166.

Lissak, K. y Grastyán, E., The changes of hippocampal electrical activity during conditioning. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1960, supl. 13, 271-280.

Livanov, M. N. y Poliakov, K. L., The electrical reactions of the cerebral cortex of a rabbit during the formation of a conditioned defense reflex by means of rhythmic stimulation. *Bull. Acad. Sci., U. S. S. R. Biol. Ser.*, 1945, *3*, 286. Citado por Grossman, S. P., en la obra *Textbook of Physiological Psychology*, pág. 569. John Wiley and Sons, Inc., 1967.

Low, M. D., Borda, R. P., Frost, J. D. y Kellaway, P., Surface-negative potential shift associated with conditioning in man. *Neurology*, 1966, *16*, 771-782.

Macadar, O., Ginés, A., Bove, I. C. y García-Austt, E., Effect of habituation, interference and association upon the visual evoked response in the rat. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1963, *9*, 315-327.

Marco, L. A., Brown, T. S., Bussé, J. M. y Weiner, W. J., Effects of caudate-capsular stimulation on thalamic ventromedial unitary activity in the cat. *Arch. Ital. Biol.*, 1967, *105*, 399-412.

Marczynski, T. J., Rosen, A. J. y Hackett, J. T., Posrreinforcement electrocortical synchronization and facilitation of cortical auditory evoked potentials in appetitive instrumental conditioning. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1968, *24*, 227-241.

Marsh, J. T. y Worden, F. G., Auditory potentials during acoustic habituation: cochlea nucleus, cerebellum and auditory cortex. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1964, *17*, 688-692.

McAdam, D., Snodgrass, L., Knott, J. R. y Ingram, W. R., Some preliminary observations of electrical changes in deep brain structures during adquisition of a classical conditioned response. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1961, *13*, 146.

Milnarich, R. F., A manual for EEG. Technicians. Little, Brown and Company, 1958.

Morison, R. S. y Dempsey, E. W., A study of thalamo-cortical relations. *Amer. Journal Physiol.*, 1942, 135-281.

Morrell, F. Naguet, R. y Gastaut, H., Evolution of some electrical signs of conditioning. I: Normal cat and rabbit. *J. Neurophysiol.*, 1967, *20*, 574-587.

Morrell, F., EEG estudies of conditioned learning. En la obra *The central nervous system and behavior*, edit. M. Brazier Josiah Macy Jr., Foundation, 1958, pág. 307.

Morrell, L. y Morrell, F., Periodic cillation in the habituation curv electrographic activation. *El Clin. Neurophysiol.*, 1960, *12*, 7[illegible].

Moruzzi, G. y Magoun, H. W., Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1949, *1*, 455-473.

Neminsky, citado por Mary A. B. Brazier en la obra "The electrical activity of the Nervous System", págs. 195, Pitman Medical Publishing, Co. Ltd., 1[illegible]0.

Nestianu, V., I[illegible]nciocat, C. y Danelius, E., Changes n the spontaneus activity of the neurons in the somatosensory cortex by single electrical stimuli applied to the head of the caudate nucleus in cat. Investigations with extracellular micro-electrodes. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1967, *22*, 572.

Niki, Hiroaki, Effects of hippocampal ablation on learning in the rat. En la obra *Structure and function of the limbic system*, 305-317, editada por Ross Adey y T. Tokizane. Progress in Brain Research, Vol. 27, Elsevier Publishing Company, 1967.

Nikolayeva, N. I., Changes in the excitability of varios regions of the cerebral cortex in the presence of the formation of motor conditioned reflexex. En la obra *The central nervous system and human behavior*. The Josiah Macy Jr., Foundation, 1959, pág. 333.

Pagano, R. R. y Gault, F. P., Amygdala activity: A central measure of arousal. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1964, *17*, 255-260.

Palestini, M. Davidovich, A. y Hernández-Peón, R., Functional significance of centrifugal influences upon the retina. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1959, *5*, 113.

Pavlov, I. P., Conditioned reflexes. Dover Publications, 1960.

Petsche, H., Gogolák, G. y Van Zwieten, P. A., Rhytmicity of septal cell discharget at various levels of reticular excitation. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1965, *19*, 25-33.

Pickenhain, L. y Klingberg, F., Behavioral and electrophysiological changes during avoidance conditioning to light flashes in the rat. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1965, *18*, 464-476.

Pickenhain, L. y Klinberg, F., Hippocampal slow wave activity as a correlate of basic behavioral mechanisms in the rat. En la obra *Structure and function of the limbic system*, 218-227, editada por Ross Adey y T. Tokizane. Progress in Brain Research, vol. 27, Elsevier Publishing Company, 1967.

Pinto-Hamuy, T., Neurological correlates of avoidance behavior. En la obra *Proceedings of the symposium "cortico-subcortical relationship in sensory regulation"*, La Habana, Cuba, 1965, editada por D. González Martín y E. Guma. Academy of Sciences, La Habana, Cuba, 1966, páginas 363-373.

Prado-Alcalá, R., Efectos de la microinyección de atropina, KCl y novocaína en el núcleo caudado sobre una respuesta condicionada instrumental. Tesis para obtener el título de licenciado en psicología. Colegio de Psicología, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, 1970.

Prado-Alcalá, R., J. Grinberg-Zylberbaum, J. Alvarez-Leefmans y H. Brust-Carmona, Suppression of motor conditioning by the injection of 3M KCl in the caudate nuclei of cats. *Physiology and Behavior*, 1973, *10*, 59-64.

Ranson, S. W. y Clark, S. L., Anatomía del sistema nervioso, 10a. ed., Editorial Interamericana, S. A., 1968.

Rheingberger, M. y Jasper, H. H., The electrical activity of the cerebral cortex in the unaunesthetized cat. *Amer. J. Phisiol.*, 1937, *119*, 186-196.

Ritter, W., Vaughan, H. G. y Costa, D. L., Orienting and habituation to auditory stimuli; a study of short term changes in average evoked response. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1968, *25*, 550.

Rocha-Miranda, C. E., Single unit analysis of cortex-caudate connections. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1965, *19*, 237-247.

Rubinstein, E. H. y Delgado J., Inhibition induced by forebrain estimulation in the monkey. *Amer. Journal Physiol.*, 1963, *205*, 941-948.

Rusinov, V. S., EEG studies in conditional reflex formation in man. En la obra *The central nervous systems and human behavior*. The Josiah Macy Jr., Foundation, 1959, pág. 249.

Rusinov, V. S., General and localized alternations in the EEG during the formation of conditioned reflexex in man. *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1960, supl., *13*, 309.

Satterfield, J. H., Evoked cortical response enhancement and attention in man. A study of response to auditory and shock stimuli. *EEG Clin. Neurophysiol.*, 1965, *19*, 470-475.

Schmaltz, L. W. e Isaacson, R. L., Effects of caudate and frontal lesions on retention and relearning of a DRL schedule. *L. Comp. Physiol. Psychol.*, 1968, *65*, 343-348.

Schwab, R. S., Electroencephalography in clinical practice. W. B. Saunders Company, Filadelfia, 1951.

Sedgwick, E. M. y Williams, T. D., Response of single units in the caudate nucleus to peripheral stimulation. *J. Physiol.*, 1967a, *189*, 281-298.

Sedwick, E. M. y Williams, T. D., Responses of single units in the inferior olive to stimulation of the limb nerves, peripheral skin receptors, cerebellum, caudate nucleus and motor [illegible] *J. P*[illegible] 1967b, *189*, 261-[illegible]

[illegible] S. y Jasper, H., Habituation of the arousal reaction brain, 1956, [illegible]

[illegible], T. y Verzeano, M., Relations between caudate and diffusely projecting thalamic nuclei, *J. Neurophysiol.*, 1954, *17*, 278-288.

Skinner, B. F., The behavior of organisms. Century Psychological Series, 1966.

Sokolov Nikolaievich, E., Neuronal models and the orienting reflex. En la obra *The central nervous system and behavior*. Transacciones de la tercera conferencia, febrero 21-24 de 1960, dirigida por Mary A. B. Brazier, págs. 187-276.

Spong, P., Haider, M. y Lindsley, D., Selective attentivenes and cortical evoked responses to visual and auditory stimuli. *Science*, 1965, *148*, 395-397.

Sterman, M. B., Roth, S. y Clemente, C. D., The effect of brain lesions on EEG correlates of alimentary behavior. *The Physiologist*, 1967, *6*, 280.

Sutton, S., Braren, M. y Zubin, J., Evoked-potential correlates of stimulus uncertainlity. *Science*, 1965, *150*, 1 187-1 188.

Sutton, S., Treting, P. y Zubin, J., Information delivery and the sensory evoked potential. *Science*, 1967, *155*, 1 436-1 439.

Szabo, J., Topical distribution of the striatal efferents in the monkey. *Experimental Neurology*, 1962, *5*, 21.

Thompson, R. F. y Shaw, J. A., Behavioral correlates of evoked activity recorded from association areas of the cerebral cortex. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1965, *60*, 329-339.

Uttal, R. y Cook, L., Systematics of the evoked somatosensory cortical potential. A psychophysical electrophysiological comparison. *Ann. N. Y. Acad. Science*, 1964, *142*, 60, 80.

Voneida, T. J., An experimental study of the course and destination of the fiber arising in the head of the caudate nucleus in the cat and monkey. *J. Comp. Neurol.*, 1960, *115*, 75-87.

Walter, G., Cooper, R., Aldridge, V. J., McCallum, W. C. y Winter, A. L., Contingent negative variation: an electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain. *Nature* (Londres), 1964, *203*, 380-384.

Wilckelgren, W. O., Effect of acoustic habituation on click evoked responses in cats. *J. of Neurophysiol.*, 1968, *31*, 777-784.

Worden, F. G. y Marsh, J. T., Amplitude changes of auditory potentials evoked at cochlear nucleus during acoustic habituation. *EEG Clin. Neurophysiol.*, 1963, *15*, 866-881.

Wyrwicka, W., Electrical activity of the hypothalamus during alimentary conditioning. *EEG Clin. Neurophysiol.*, 1964, *17*, 164-176.

Yoshii, N., Pruvot, P. y Gastaut, H., Electrographic activity of the mesencephalic reticular formation during conditioning in the cat. *EEG Clin. Neurophysiol.*, 1957, *9*, 595-608.

SEGUNDA PARTE

RESUMEN DE LA SEGUNDA PARTE

1. Recuperación y evocación de la información almacenada en la memoria

La información en el cerebro está asociada con patrones específicos de actividad eléctrica que resultan de las características de disparo de neuronas que forman parte de circuitos complejos.

La evocación de la información almacenada referente a un objeto implica la aparición de patrones electrofisiológicos similares a los que se activaron cuando el objeto, ahora evocado, fue percibido. Esta activación similar es desencadenada por un estímulo que fue asociado con la información antes percibida y ahora almacenada. Esto implica que las características físicas de un estímulo son menos importantes que los patrones que logra evocar.

Este hecho, en términos neurofisiológicos, debe implicar algún mecanismo que transforme la señal de entrada en el patrón de actividad neuronal que corresponda con el complejo de estímulos almacenados con el cual fue asociado. Un ejemplo familiar de estos procesos es la asociación entre un objeto y una palabra. Cuando esta asociación se ha aprendido bien, podemos evocar el nombre del objeto al observarlo. Esto significa que el estímulo visual desencadena el patrón verbal almacenado. Podemos explicar este hecho si consideramos que el estímulo que activa en forma óptima a las neuronas del sistema visual es relativamente simple a nivel de las células ganglionares de la retina y se vuelve más complejo a nivel cortical, con un correspondiente incremento en el tamaño de los campos sensoriales de las células de estas estructuras. Esto significa que existen patrones de conexiones cuya característica principal es el aumento de convergencia, desde los niveles periféricos hasta los niveles centrales del sistema visual. Algo similar ocurre en el sistema auditivo. Los patrones de conexiones de alta convergencia reducen el número de canales físicos necesarios para trasmitir toda la información acerca de un complejo de estímulos, aumentando al mismo tiempo la complejidad de las señales que cada uno de estos canales trasmite.

Si los circuitos de alta convergencia del sistema visual y del sistema auditivo convergen en neuronas polisensoriales comunes que pueden cambiar sus patrones de respuesta cuando simultáneamente dos patrones de alta convergencia y complejidad son presentados, y después responder con el patrón combinado cuando solamente uno de los patrones originales es aplicado, entonces cuando el patrón combinado es activado por un miembro de la pareja, esta activación puede duplicar los patrones eléctricos y así desencadenar la evocación de la información almacenada.

4

RECUPERACIÓN Y EVOCACIÓN DE LA INFORMACIÓN ALMACENADA EN LA MEMORIA

A. CONSIDERACIONES PRELIMINARES

La consideración fundamental que se examinará en este capítulo, en relación al proceso de evocación de la información aprendida, es que los patrones neuronales eléctricos que se activan durante la percepción de un objeto aparecen en el curso de la recuperación de la información almacenada y asociada con el mismo.

Cada objeto que es percibido se transforma, a nivel de la retina, en un patrón de activación neuronal complejo, pero específico en sus características espacio-temporales. Este patrón complejo contiene toda la información acerca del objeto percibido.

La percepción subjetiva tiene lugar cuando el patrón complejo de activación neuronal llega a las estructuras cerebrales, en las cuales el análisis y decodificación del patrón son realizados.

La evocación y la recuperación de la información almacenada acerca del objeto ocurre cuando algunas partes, o quizá todo el patrón que se activó primero durante la percepción del objeto, son ahora duplicados por medio de un estímulo que lo logra disparar.

En este aspecto, el proceso perceptual es inseparable de los complejos procesos de evocación. El propósito del presente capítulo es presentar datos que indiquen que la forma en la cual un sujeto percibe la información asociada con un complejo de estímulos (lo que podríamos llamar *contenido informacional del estímulo)*, está relacionado con patrones específicos de actividad eléctrica neuronal. También, se persigue analizar la similitud entre la activación de estos patrones durante la percepción y la evocación de la información, así como proponer una hipótesis acerca de los probables mecanismos que pueden lograr esta similitud.

La información en el sistema nervioso como patrón específico de actividad neuronal

Respuestas de frecuencia específica

En el párrafo anterior mencionamos que el contenido informacional de un evento externo está representado y transformado en patrones específicos de actividad eléctrica, que son similares a los que aparecen durante la evocación de la información asociada con el mismo evento externo. Evidencia experimental que está de acuerdo con la postulación obtenida en 1945, en un estudio realizado por Livanov y Poliakov, quienes describieron el fenómeno llamado *asimilación del ritmo* comentado en el capítulo anterior. Se presentaba un estímulo condicionante que consistía en una luz intermitente con una frecuencia de 3 por segundo, enteramente similar a la frecuencia utilizada como estímulo incondicionado. El estímulo incondicionado constaba de una serie de choques eléctricos aplicados en una región de la piel del animal. Antes de la asociación entre el estímulo condicionante y el incondicionante, este último evocaba una actividad cortical caracterizada por un ritmo eléctrico de 3 hertz. El estímulo condicionante, en esta etapa del experimento, no evocaba ninguna actividad cortical específica. La frecuencia del ritmo cortical obtenido al aplicar el estímulo incondicionado era idéntica a la frecuencia del estímulo externo. Este hecho indica que este estímulo era representado, de alguna manera, en el cerebro como un ritmo eléctrico característico.

Después de haber asociado los dos estímulos, empezó a aparecer en la corteza un ritmo electroencefalográfico de 3 hertz ante la aparición del estímulo condicionante. En seguida de ésto, el ritmo fue observado aún durante los intervalos interestímulos. Estos hechos fueron interpretados por los autores como evidencia de que la frecuencia de la actividad eléctrica rítmica contenía de alguna manera la información acerca del estímulo.

En otro estudio, Yoshii y sus colaboradores (1957) (ver figura 3.7), encontraron que el fenómeno de asimilación del ritmo aparecía cuando un animal era simplemente colocado en el lugar en que se realizó el condicionamiento, y no aparecía en un lugar que no había sido asociado con el proceso. Este descubrimiento significa que la actividad eléctrica que representa la información puede ser disparada y reconstruida por partes del complejo de estímulos presentes durante la adquisición del paradigma de aprendizaje. Que el mismo ritmo apareciera durante la presentación real del estímulo y en su ausencia, pero en presencia de partes del esterotipo que fue asociado con él, indica que el cerebro puede adquirir una representación del complejo de estímulos, correspondiendo esta representación a la actividad eléctrica particular que es disparada durante la evocación.

En estudios más recientes, el grupo de trabajo encabezado por John ha presentado evidencias (véase el capítulo 3) (John y Killam, 1959; John y colaboradores, 1961; Chow y colaboradores, 1957; John y colaboradores, 1964; John y Killam, 1960; John, 1967; John, 1972; John y colaboradores, 1973) que amplían los hallazgos anteriores. En uno de sus primeros estudios (John y Killam, 1959), dichos investigadores condicionaron gatos para que previnieran la aplicación de un choque eléctrico al responder a una luz intermitente de 10 hertz. Cuando este estímulo adquirió un significado, se observó que la actividad eléctrica de la corteza visual y de otras estructuras cerebrales empezó a corresponder a la frecuencia de la luz. Más adelante, cuando se introdujo otra frecuencia de la luz intermitente y el animal mostraba una respuesta generalizada ante ella, manifestando la misma respuesta de prevención, la actividad eléctrica registrada correspondió con la interpretación (contenido informacional) que el animal daba al estímulo, y no correspondió con las características físicas de éste; es decir, la actividad eléctrica era la misma que la registrada cuando el estímulo era realmente de 10 hertz. Asimismo, cuando el animal empezaba a discriminar la nueva luz no respondiendo ante ella, la actividad eléctrica empezaba a corresponder con las características físicas del estímulo, ahora discriminado. Esto significa que el valor informacional de un estímulo se relaciona con su capacidad para evocar información almacenada, y ésta, a su vez, guarda una estrecha correlación con los patrones de actividad eléctrica que son evocados por ella. Más aún, el valor informacional del ritmo eléctrico parece ser independiente del tipo particular de paradigma utilizado. Esto se demostró en un estudio realizado por los mismos autores (John y Killam, 1960), en el cual varios animales fueron condicionados a pulsar una palanca como respuesta a un estímulo de 10 hertz y a no pulsarla cuando el estímulo era de 6 hertz (véase capítulo 3). En las presentaciones iniciales del estímulo de 6 hertz, cuando los animales respondían a él como si fuera de 10 hertz, la actividad eléctrica de la corteza, del cuerpo geniculado lateral, de la formación reticular, del hipocampo y del fórnix correspondió con las registradas cuando el estímulo de 10 hertz era realmente presentado.

Esto significa que el valor informacional real de un complejo de estímulos no está asociado con las características físicas de éstos, sino más bien con su capacidad de evocar una representación previamente almacenada. Esta última se manifiesta como una actividad eléctrica rítmica, particular y específica. La interpretación conductual que un animal hace acerca de un estímulo representa la forma particular en que el estímulo

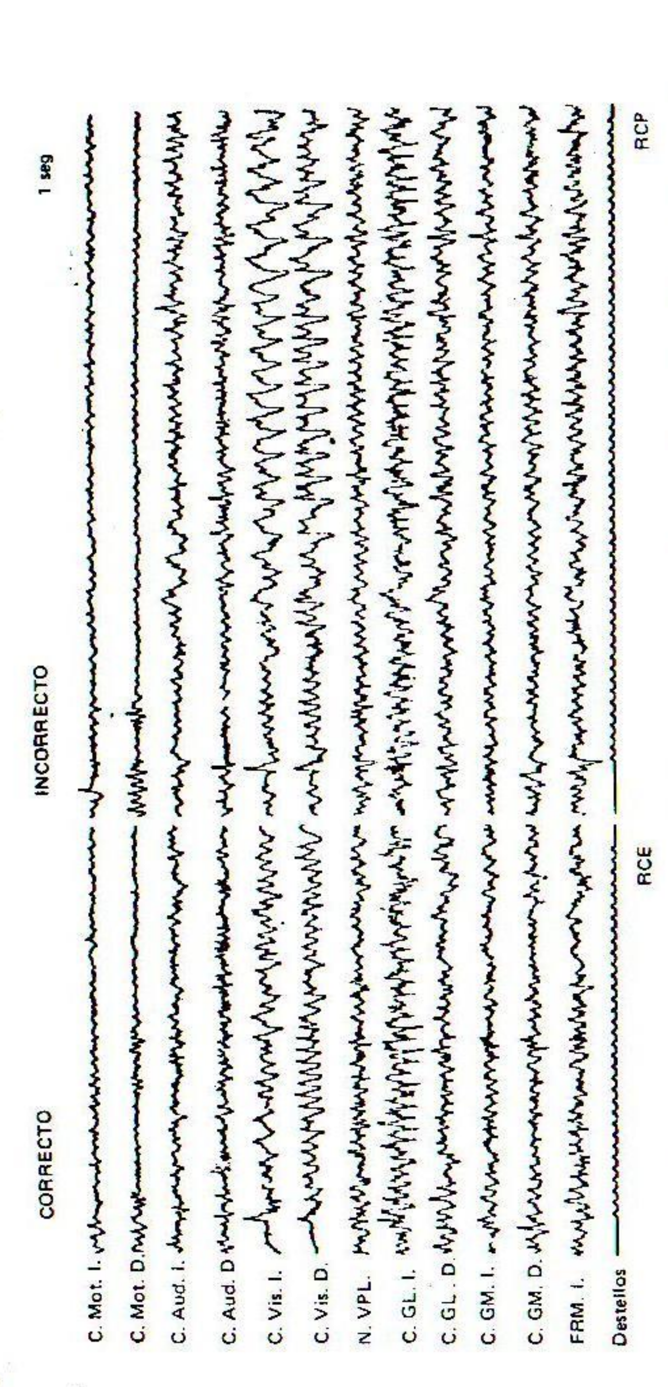


FIG. 4.1 Comparación de la actividad electrofisiológica ante el mismo estímulo visual "interpretado" en dos formas diferentes. Los registros de la izquierda fueron obtenidos durante una respuesta de evitación ante destellos de 7.7 cps. Los de la derecha, cuando ante el mismo estímulo el animal reacciona con una conducta de aproximación normalmente provocada por un estímulo de 3.1 cps. La actividad corresponde con la "interpretación" y no con la frecuencia del estímulo físico.
C. Mot. I. y C. Mot. D.: corteza motora izquierda y corteza motora derecha
C. Aud. I. y C. Aud. D.: corteza auditiva izquierda y corteza auditiva derecha
C. Vis. I. y C. Vis. D.: corteza visual izquierda y corteza visual derecha
N. VPL.: núcleo ventroposterolateral
C. GL. I. y C. GL. D.: cuerpo geniculado lateral izquierdo y cuerpo geniculado lateral derecho
C. GM. I. y C. GM. D.: cuerpo geniculado medial izquierdo y cuerpo geniculado medial derecho
F.R.M. I.: formación reticular mesencefálica.
Todos los registros son bipolares. (Tomado de John, 1972.)

fue integrado y percibido. La correlación entre la representación y la actividad eléctrica asociada con ésta, indica el importante contenido informacional de esta actividad. Por otro lado, los estudios antes mencionados revelan que los procesos perceptuales son inseparables de los procesos de evocación asociados con información almacenada. Únicamente esta interdependencia puede explicar por qué el mismo estímulo físico puede resultar en diferentes conductas (figuras 4.1 y 4.2).

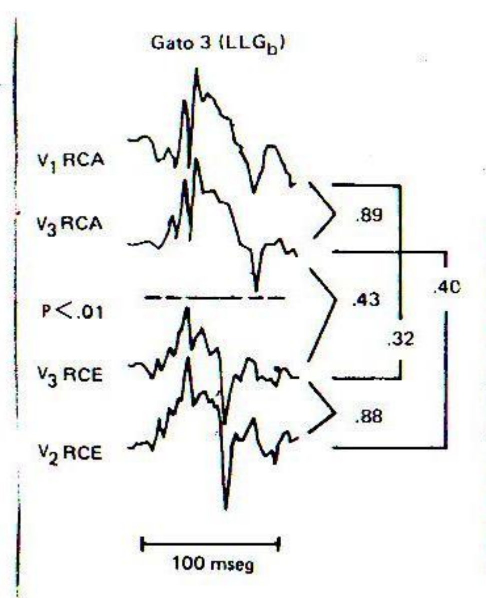


FIG. 4.2 Potenciales provocados en el cuerpo geniculado lateral (registros bipolares). V_1RCA: durante una respuesta de aproximación (RCA) ante destellos de 3.1 cps. V_3RCA: durante una RCA generalizada ante un estímulo neutral de 5.0 cps. V_3RCE: durante una respuesta de evitación (RCE) generalizada ante un estímulo de 5.0 cps. V_2RCE: durante una respuesta de evitación (RCE) ante un estímulo de 7.7 cps. La línea interrumpida entre V_3RCA y V_3RCE indica los intervalos en los cuales hubo diferencias significativas ($p < 0.01$) entre V_3RCA y V_3RCE. Los números a la derecha indican los coeficientes de correlación entre respectivos potenciales. (Tomado de John, 1972.)

La idea de que la información codificada acerca de un estímulo externo se relaciona con patrones particulares de respuestas eléctricas está también de acuerdo con los estudios hechos por Colavita (1973), en los cuales un estímulo condicionante externo de una frecuencia específica que es utilizado en un paradigma de condicionamiento, se sustituye por una estimulación eléctrica directa del cerebro (con la misma frecuencia). Esta estimulación evoca exactamente la misma respuesta condicionada que la obtenida con el estímulo externo. Más aún, si el paradigma conductual implica responder en dos formas distintas a dos estímulos externos que difieren en frecuencia, la estimulación directa con las dos frecuencias resulta en las dos respuestas conductuales, cada una de ellas controlada por la frecuencia "interna" exactamente de la misma forma y especificidad que la obtenida con los estímulos externos.

Otro hecho interesante es la similitud de los ritmos registrados en varias estructuras del cerebro cuando el estímulo ha adquirido un significado informacional (John, 1972; John, 1967).

Estos hechos han sido descritos por John (1972) como sigue: ..."El evento crítico en el aprendizaje es el establecimiento de sistemas representacionales de grandes números de neuronas en diferentes partes del cerebro, cuya actividad ha sido afectada en forma coordinada por las características espaciotemporales de los estímulos presentes durante una experiencia de aprendizaje. Los patrones coherentes de disparo de las neuronas en estas regiones irradian a otras regiones del cerebro. El intercambio sostenido de actividad entre las células participantes permite una rápida interacción entre todas las regiones afectadas por el patrón de activación que les llega. Esto inicia el desarrollo de un modo común de activación, esto es, un patrón temporal que es coherente en todas estas regiones y específico para el complejo de estímulos aplicados."

Lo anterior implica una aproximación estadística o gestáltica al problema de cómo la información es representada en el cerebro.

De todo lo que se ha dicho hasta este momento, incluyendo la afirmación de John, tres cuestiones merecen un comentario:

1. Los patrones específicos de activación eléctrica que son evocados cuando un estímulo adquiere un valor informacional no dependen de las características físicas del estímulo, sino de la forma como éste es interpretado. Esta interpretación, en términos neurofisiológicos, debe implicar algún mecanismo que transforme las señales de entrada en patrones de activación neuronal que correspondan a los complejos de estímulos con los cuales han sido asociadas. En otras palabras, las señales de entrada establecen interacciones con un patrón almacenado. Este último es el que aparece, y no el que corresponde con las características físicas de los estímulos externos. El mecanismo que hace posible este proceso de interacción será postulado en una sección posterior de este capítulo.

2. La irradiación de la actividad eléctrica específica de la cual habla John, no es azarosa. Algunas estructuras o regiones del cerebro deben estar más involucradas en el análisis, almacenamiento y evocación de la información que otras regiones. Probablemente el nivel de implicación depende de la modalidad del estímulo. De hecho, en un estudio reciente (Bartlett y John, 1973), se encontró que la participación de una región cerebral en estos procesos es logarítmicamente proporcional al impacto que los eventos sensoriales tienen en tal región (figura 4.3).

3. La aparición de un ritmo electroencefalográfico, asociado con el valor informacional de un estímulo, no significa que el contenido de una señal se relacione en forma directa con estas actividades macroeléctricas. La relación directa debe ser con la actividad neuronal unitaria en millones de células. Esta actividad unitaria puede aparecer o manifestarse como un

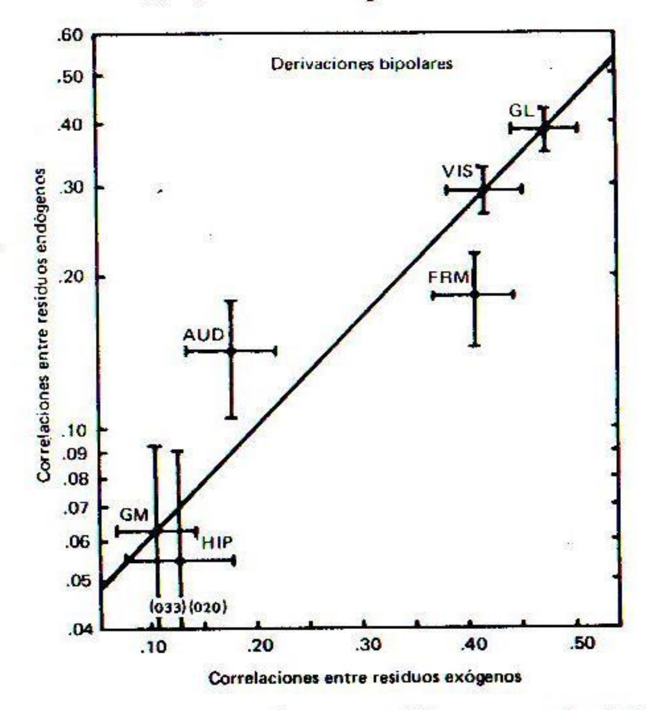


FIG. 4.3 G.L.: cuerpo geniculado lateral; VIS.: corteza visual; F.R.M.: formación reticular mensencefálica; AUD.: corteza auditiva; G.M.: cuerpo geniculado medial; HIP.: hipocampo (véase texto).

ritmo electroencefalográfico específico o como una morfología particular de un potencial provocado; pero lo importante no es el ritmo electroencefalográfico o el potencial provocado, sino la actividad particular de la que éstos resultan. La información no está contenida en la actividad de una neurona única (John, 1972), sino más bien en la actividad estadística o gestáltica en una población grande de neuronas; no obstante, al mismo tiempo, la única forma de entender esta información es mediante la investigación de los patrones de actividad eléctrica de los componentes de la población, sin perder la aproximación gestáltica o estadística. En este sentido, la información debe estar contenida y, por ello, buscada en los patrones específicos de actividad unitaria de neuronas que forman al mismo tiempo grandes conglomerados.

Potenciales provocados

Si, como se dijo, el contenido informacional de un estímulo se relaciona con su capacidad de evocar información almacenada y ésta, a su

vez, se halla representada como un patrón específico de actividad neuronal unitaria, entonces cualquiera actividad que sea un producto final directo o indirecto de esta actividad unitaria deberá manifestar cambios relacionados con el contenido informacional de un estímulo.

Un tipo de actividad eléctrica que debe relacionarse de alguna manera con los patrones de actividad eléctrica unitaria en un circuito neuronal es el llamado *potencial provocado*. La relación exacta entre las características del potencial provocado y la actividad unitaria de la cual resulta, se encuentra actualmente en estudio (véase capítulo 3). Un ejemplo clásico vinculado con este problema es el trabajo realizado por Fox y O'Brien (1965). Estos investigadores correlacionaron la morfología de un potencial provocado promediado, registrado en la corteza visual, con la distribución temporal de frecuencia de las espigas de células únicas localizadas en la misma región. Encontraron correlaciones significativas en casi un 60% de las unidades estudiadas. Este resultado indica que la morfología de un potencial provocado resulta de la distribución temporal de frecuencias de descargas unitarias en las células que forman parte de un circuito localizado en la misma región en la cual es registrado el potencial provocado.

Es un hecho establecido que la morfología de un potencial provocado se relaciona con las características físicas del estímulo empleado (García-Austt y colaboradores, 1971), con el contenido informacional del mismo (Grinberg-Zylberbaum y colaboradores, 1973; Galambos y colaboradores, 1955; John, 1967) y con la interpretación que el sujeto hace del mismo (Herrington y Schneidau, 1968, García-Austt y colaboradores, 1971; John y colaboradores, 1973, Grinberg-Zylberbaum y John, 1975).

Unos cuantos ejemplos son suficientes para ilustrar este punto (véase el capítulo 3). García-Austt y sus colaboradores (1971) y García-Austt y Buño (1969) encontraron, en humanos, que el potencial provocado visual registrado en el área occipital sufre un cambio en morfología cuando ninguno de los parámetros físicos de un estímulo son cambiados, pero diferentes figuras son reconocidas. Dichos investigadores presentaron figuras ambiguas, como la pareja de Rubin (es decir, la ilusión copa-perfil) o el cubo de Necker, y notaron que, dependiendo de si el sujeto veía la copa o el perfil en la figura de Rubin o el cubo en una u otra posición en la figura de Necker la morfología de los potenciales cambiaba en correspondencia. Esto significa que los patrones de actividad neuronal de los cuales surge el potencial provocado están directamente relacionados con la forma específica en la cual un sujeto percibe un objeto, y menos directamente con las características físicas de estos objetos.

De la misma manera, John y sus colaboradores (1973) encontraron que la morfología específica de potenciales provocados visuales y auditivos en animales está más relacionada con la interpretación conductual que el animal hace acerca de un estímulo, que con las características físicas del mismo. Ellos utilizaron un paradigma de generalización diferencial, en el cual los animales fueron condicionados a emitir una respuesta conductual ante una luz fluctuante y a emitir una distinta respuesta conductual ante una segunda luz fluctuante que difería de la primera en su frecuencia. Los potenciales provocados obtenidos por la primera o la segunda luz fueron diferentes en su morfología. Cuando una tercera luz fluctuante cuya frecuencia se hallaba exactamente entre la primera y la segunda era introducida, se observó que la morfología de los potenciales provocados ante esta tercera luz se asemejaba a la obtenida ante la primera luz cuando el animal daba la respuesta correspondiente, y se parecía a la obtenida con la segunda luz cuando el animal respondía en la otra forma. Esto quiere decir que la morfología de un potencial provocado se correlaciona con la información almacenada y disparada por el estímulo (figura 4.2).

Por otro lado, Hernández-Peón y Donoso (1957) encontraron que potenciales visuales provocados, registrados en la sustancia blanca de la corteza occipital de dos pacientes, incrementaban o decrecían en amplitud, dependiendo de la sugestión hipnótica de una mayor o menor intensidad luminosa, como si esta amplitud estuviera determinada por la percepción sugerida de las luces independientemente de su intensidad física.

Finalmente, en un estudio hecho en humanos, Herrington y Schneidau (1968) encontraron que los potenciales visuales provocados diferían en morfología, dependiendo de si el estímulo que les daba lugar era un círculo o un cuadrado que habían sido igualados en área. Si al sujeto después se le instruía para que imaginara un cuadrado o un círculo cada vez que un destello iluminara una pantalla sin ninguna figura, claras y reproducibles diferencias en morfología fueron producidas por cada una de las figuras imaginadas, encontrándose que estas morfologías se parecían mucho a las obtenidas con los estímulos físicos reales.

Este ingenioso estudio indica que la percepción real y la imaginada (esto es, la evocada) están acompañadas y se relacionan con el mismo tipo de actividad eléctrica.

Actividad unitaria

Si la actividad eléctrica rítmica y la morfología de los potenciale provocados se correlacionan en forma tan directa con el contenido informacional de un estímulo, entonces podemos esperar que la actividad unitaria de la cual resultan las anteriores (Fox y O'Brien, 1965; Morrell, 1967) manifieste relaciones similares.

De hecho, varios autores (Kamikawa y colaboradores, 1964; Buchwald y colaboradores, 1965; Bures y Burésova, 1967; Burésova y Bures, 1965; Segal y Olds, 1972; Goldberg y Wurtz, 1972b; Morrell, 1967; Yos-

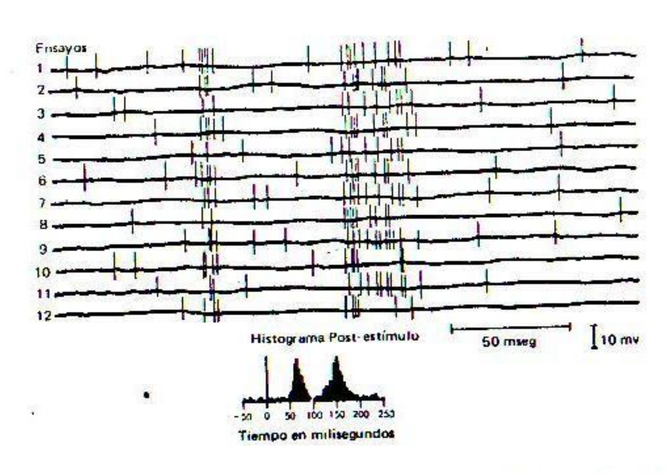


FIG. 4.4 Registros extracelulares de una neurona. Durante la aplicación de una barra negra sobre fondo luminoso (duración 50 mseg.), la célula respondía con los patrones que se observan en la porción superior de la figura (cada uno de los 12 patrones representa sendas presentaciones del estímulo). Mediante una computadora se obtuvo el histograma de frecuencias que se muestra en la parte inferior. Los dos picos del histograma reflejan los dos incrementos en la frecuencia de disparo de la unidad que se observan en los registros superiores. (Tomado de Morrell, 1967.)

hii y Ogura, 1960; Olds, 1972) han descrito cambios en las descargas neuronales asociadas con procedimientos que cambian el contenido informacional de un estímulo (véase el capítulo 3).

Probablemente el estudio más completo al respecto es el conocido trabajo realizado por Morrell (1967). En la primera parte de su estudio, Morrell registró la actividad de células únicas en la corteza visual (área visual III) de gatos, durante la aplicación de estímulos visuales, acústicos y táctiles (figura 4.4). Una gran mayoría de las células estudiadas eran polisensoriales, en el sentido de que respondían a diferentes modalidades de estímulos, pero manifestaban respuestas específicas y distintas, dependiendo del estímulo empleado. Los patrones de respuesta diferían aun para estímulos de una misma modalidad, pero que eran aplicados en forma diferente; por ejemplo, una barra vertical de 3.6 cm de longitud que se movía de la región izquierda a la derecha del campo sensorial, daba un diferente patrón de respuesta del obtenido ante el mismo estímulo, pero moviéndose en la dirección opuesta, es decir, de derecha a izquierda.

Una vez que los hechos anteriores fueron determinados y los patrones específicos de respuesta de las células fueron registrados, el autor empezó a estimular a sus animales mediante combinaciones de estímulos. Las respuestas neuronales ante los estímulos combinados eran extremadamente complejas en sus patrones. En algunos casos, parecían resultar de una

simple suma lineal de los patrones de disparo obtenidos ante cada estímulo separado; pero, en la mayoría de los casos, eran mucho más complicados que los esperados de una simple suma.

La presentación combinada de estímulos era repetida, hasta que se lograban dos series de veinte asociaciones cada una. Después de esta maniobra, el estímulo "preferido" del par era presentado aisladamente. En aproximadamente el 10% de las células estudiadas, la presentación aislada de este estímulo evocaba un patrón de respuesta estable, idéntico al obtenido cuando se presentaban los estímulos combinados.

Si la presentación del estímulo único continuaba sin una nueva asociación con el otro miembro del par, el patrón de respuesta de la célula empezaba a ser semejante al obtenido antes del procedimiento de asociación; pero si la presentación combinada era reinstalada, se necesitaban muy pocas asociaciones para lograr la transformación en el patrón de respuesta.

Este hecho indica que los patrones de disparo neuronales de células pueden ser alterados a través de la aplicación de un procedimiento de asociación. Esto quiere decir que los patrones de activación neuronal representan el producto final de experiencias almacenadas, y no son resultado directo e incambiable de las características físicas de los estímulos (figuras 4.5 y 4.6).

Por otro lado, las células que manifestaban las anteriores modificaciones siempre fueron encontradas en agrupaciones que tenían una organización columnal vertical similar a la descrita para las células hipercomplejas de la corteza visual del gato (Eysel y Grusser, 1971; Hubel y Wiesel, 1965). Esta similitud puede explicarse si tenemos en cuenta que las células descritas por Morrell parecen ser de tipo hipercomplejo. Un dato muy interesante que surge de este mismo estudio es que las células que manifiestan la capacidad de combinar y almacenar el patrón asociado fueron solamente aquellas que desde antes del proceso de asociación manifestaban un carácter polisensorial o polimodal, esto es, las que previamente a cualquier manipulación, respondían a los estímulos que fueron después asociados.

John (1972) analiza este hecho como evidencia que sugiere que el evento crucial en el aprendizaje no es el establecimiento de nuevas conexiones entre las células, sino más bien el desarrollo de un nuevo patrón eléctrico en las conexiones ya existentes. Esta postulación está de acuerdo con los descubrimientos de Hubel y Wiesel (1963) y Wiesel y Hubel (1963), Wiesel y Hubel (1965), acerca de que en gatos muy jóvenes y sin experiencia visual, las células de la corteza visual responden en forma casi normal a estímulos visuales complejos, como si los circuitos neuronales asociados con estas respuestas existieran desde antes del nacimiento; pero si ahora el animal no usa tales circuitos, éstos empiezan a deteriorarse.

Célula 64-129

L

Ch.

L + Ch.

L

50 mseg

10 mv

−50 0 50 100 150 200 250

Milisegundos

FIG. 4.5 Modificación experimental de los patrones de respuestas de una neurona. La célula respondía ante una barra horizontal oscura (L) y ante un choque eléctrico aplicado a una pata del animal (Ch). Se presentan los registros de los disparos neuronales y los histogramas de frecuencia (véase la figura 4.4). Cuando los dos estímulos se presentaron combinados (L + Ch), la célula respondió con un patrón complejo. Después de 40 asociaciones L + Ch, bastó la presentación de L para obtener el patrón complejo. (Tomado de Morrell, 1967.)

Célula 64 – 126

Ensayos

Espont. —

L 1 – 20

S 21 – 40

L + S 41 – 60

L + S 61 – 80

L 81 – 100

L 101 – 120

L 121 – 140

0 50 100 150 200 250

Milisegundos

Ensayos

L 141 – 160

S 161 – 180

L 181 – 200

T 201 – 220

L 221 – 240

L + S 241 – 260

L 261 – 280

L 281 – 300

0 50 100 150 200 250

Milisegundos

FIG. 4.6 La neurona cuyos histogramas de frecuencia post-estímulo se presentan aquí respondía ante un estímulo luminoso (L), sonoro (S) y táctil (T). La asociación L + S durante 40 ensayos bastó para que ante la sola presentación de L, la célula respondiese con el patrón combinado L + S. La presentación aislada de L durante 120 ensayos provocó un fenómeno de extinción. La asociación L + S durante los ensayos 241-260 bastó para que la respuesta se recuperara (L: ensayos 261-300). (Tomado de Morrell, 1967.)

RESUMEN

1. Se postula que la información en el sistema nervioso está representada por patrones específicos de actividad electrofisiológica.

2. Estos patrones electrofisiológicos surgen en el momento en que se presenta un estímulo externo.

3. Los mismos patrones electrofisiológicos aparecen cuando, por alguna razón, el objeto percibido es ahora evocado.

4. Hay pruebas que indican que tanto la actividad electroencefalográfica y la morfología de potenciales provocados, como la actividad unitaria, se modifica de acuerdo al tipo de contenido informacional de los estímulos; además, esta modificación persiste durante la evocación de la información.

B. EVOCACIÓN DE LA INFORMACIÓN

Tipos de evocación

Es una experiencia común y familiar el que existan diferentes tipos de evocación de información almacenada. Uno de ellos es el fenómeno asociado con ahorro en el reaprendizaje. El segundo tipo implica el reconocimiento de un complejo de estímulos. Un tercer tipo ocurre cuando el nombre de un objeto es evocado al ser percibido visualmente este objeto o, por lo contrario, cuando la información verbal acerca del objeto da lugar a una imagen de él. Finalmente, existe un tipo redintegrativo de evocación, en el cual una completa reconstrucción de una experiencia pasada es alcanzable.

Todos estos tipos aparecen como consecuencia de la presentación de un estímulo previamente asociado que ahora es capaz de disparar la activación de un almacén de memoria. Si la información en el sistema nervioso está representada por patrones específicos de activación neuronal, entonces el estímulo que logra disparar la evocación debe ser capaz de activar estos patrones. El tipo específico de evocación probablemente depende de la capacidad del estímulo "gatillo" para duplicar en forma más o menos completa el patrón exacto.

Dos preguntas deben ser contestadas antes de continuar; primero, ¿cómo es que el estímulo "gatillo" se vuelve capaz de desencadenar la evocación, esto es, el patrón? y segundo, ¿de qué depende la duplicación exacta del mismo?

Para contestar la primera pregunta, tenemos que hacer un análisis de las características de un sistema sensorial (por ejemplo, el sistema visual), esperando que este análisis nos ayudará a llegar a alguna conclusión que pueda contestar la interrogante. La segunda pregunta se examinará más adelante.

Electrofisiología del sistema visual

Antes de empezar el análisis, es necesario hacer unos comentarios generales. La forma en que el sistema visual trabaja es, primero, mediante la transformación de la luz que se refleja por un objeto en una compleja secuencia espacio-temporal de potenciales de acción que viajan a través del nervio óptico a las estructuras visuales centrales. La información acerca de lo que se percibió está contenida en estos patrones específicos de activación eléctrica. Con raras excepciones (Morrell, 1967) y por una tradición histórica iniciada por Hartline (1938) y continuada por Kuffler (1953), Lettvin y sus colaboradores (1959), Hubel y Weisel (1959), Hubel (1960), Weisel (1960), Hubel y Weisel (1960) y Hubel y Weisel (1961), la gran mayoría de estudios acerca de la microelectrofisilogía de este sistema han efectuado determinaciones acerca de los estímulos óptimos que hacen responder a las células, y no acerca de las características de los patrones de respuestas en las mismas. Esta predilección por estudiar la actividad celular en términos de los estímulos, y no en términos de los patrones, ha retardado el conocimiento de los procesos de codificación que tienen lugar en el sistema visual. Más aún, el énfasis dado al estímulo y sus características físicas como determinantes de una respuesta neuronal promueve una aproximación muy dogmática a la neurofisiología de la codificación. En esta aproximación, el sistema nervioso es visto como una máquina completamente determinada que responde en forma directa, duplicativa e incambiable ante el estímulo físico presentado, y no como un sistema plástico que cambia sus respuestas, dependiendo del almacén de memoria que sea disparado por un estímulo solamente real y así percibido por los patrones neuronales de activación que son evocados por él. La idea de que el sistema visual y los procesos perceptuales resultantes de su actividad efectúan solamente una duplicación lineal del mundo externo, es equivocada. Los procesos perceptuales son más constructivos que duplicativos, y que esta construcción sólo puede ser estudiada si se analizan tanto los patrones neuronales que el sistema da como respuesta, como los cambios y modificaciones en los mismos.

El interés en las características físicas de los estímulos, y no en los cambiantes patrones neurofisiológicos de respuesta que son disparados por él, es solamente explicable como resultado de un particular zeitgeist, que considera a los eventos externos como los únicos con valor y realidad, y niega los internos, considerándolos irreales.

Debemos recordar que la ciencia es una empresa y un trabajo hecho por el hombre y que las bases teóricas y motivacionales de una aproximación científica dependen de la historia particular del hombre de ciencia.

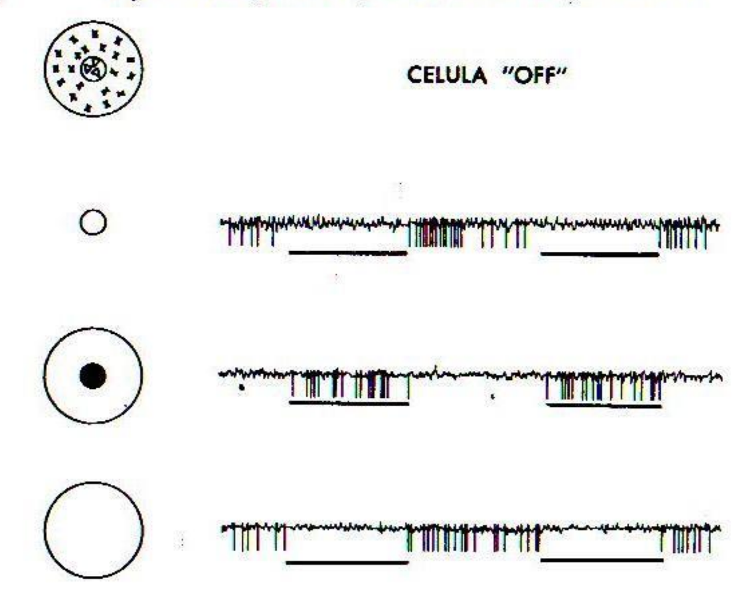


FIG. 4.7 Respuestas de una célula con centro "OFF". El campo sensorial está dibujado en la parte superior izquierda; las cruces representan respuestas "ON" (la célula dispara cuando es iluminada esta porción del campo); los triángulos representan una respuesta "OFF" (la célula deja de disparar cuando se ilumina esta región del campo). En A se presenta un ejemplo de respuesta OFF al iluminar el centro del campo (las líneas horizontales debajo del registro indican el tiempo de estimulación). En B se oscureció el centro del campo provocándose la respuesta de la célula. En C se iluminó todo el campo. La célula deja de responder. (Tomado de Michael, 1968.)

A pesar de esto, podemos llegar a algunas conclusiones generales, relacionadas con la forma en que el sistema visual codifica la información.

Retina

La respuesta de las células ganglionares de la retina, ante un estímulo visual, consiste en una serie de potenciales de acción que son trasmitidos a través del nervio óptico a las estructuras centrales del sistema. El ritmo característico y la frecuencia de los trenes de potenciales de acción en todos los axones así activados contienen toda la información acerca del estímulo. Estos patrones neuronales de activación dependen, en sus características, del estímulo particular presentado y de los procesos de convergencia e integración que tienen lugar en la retina.

Lettvin y sus colaboradores (1959) descubrieron que las respuestas de las fibras del nervio óptico de la rana no dependen de variaciones en la intensidad de la luz que activa la retina, sino más bien de los patrones locales de activación. Dichos investigadores encontraron cuatro tipos de fibras, cada uno de ellos relacionado con diferentes clases de patrones codificados. Estos cuatro canales informan al cerebro de la rana acerca de la imagen visual en términos de forma local, independientemente de la iluminación promedio. El primer tipo de fibra responde en forma sostenida al contraste dentro del campo sensorial. El segundo tipo responde a formas geométricas y tamaños característicos que tienen un movimiento relativo en relación a un fondo. Los estímulos que provocan una óptima respuesta en estas fibras son aquellos que tienen una forma característica en su distribución geométrica. El tercer tipo son los llamados *detectores de movimiento de bordes* y responden óptimamente a cualquier borde distinguible que se mueva a través del campo sensorial. Finalmente, existen fibras que responden a reducciones súbitas de iluminación.

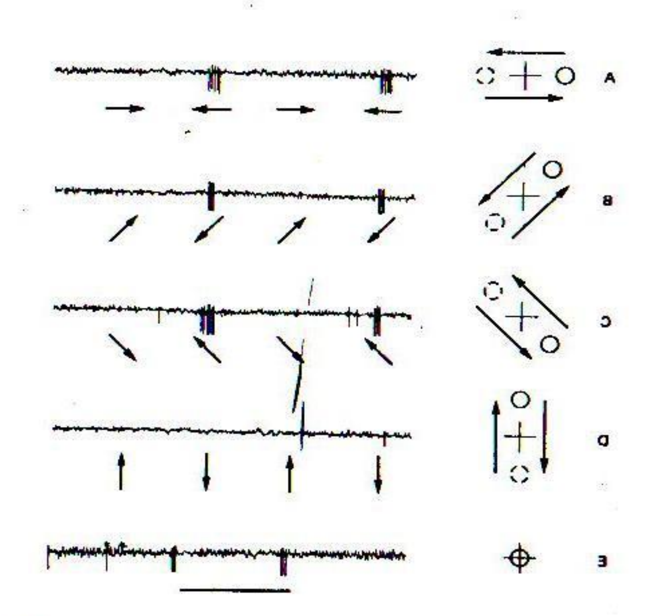


FIG. 4.8 Respuestas de una célula retiniana con direccionalidad selectiva. El centro geométrico de los campos sensoriales se indica con una cruz en cada ejemplo. A: De esta célula un movimiento de un punto luminoso de izquierda a derecha (horizontal) provoca la mayor respuesta. B y C: Otras direcciones de movimiento provocan una pequeña respuesta. D: no la provocan en absoluto. En E se presenta un punto luminoso estacionario en el centro del campo que provoca una respuesta ON-OFF. (Tomado de Michael, 1968.)

Se denomina respuesta ON a un aumento de frecuencia debido a la estimulación. Respuesta OFF, a un decremento de frecuencia debido a la estimulación (ver figura 4.7).

En la ardilla, Michael ha descrito (Michael, 1968a; Michael, 1968b; Michael, 1968c) tres tipos generales de fibras. El primero lo constituyen las llamadas *unidades sensibles a contraste,* que tienen campos concéntricos, con un centro off y una periferia on, o viceversa (figura 4.7). Otras fibras son direccionalmente selectivas, tienen también campos concéntricos y responden en forma específica a la dirección del movimiento de un estímulo (figura 4.8). La direccionalidad en estas células es resultado, probablemente, de circuitos de convergencia e inhibición lateral en la retina del animal (figura 4.9). El tercer tipo de fibras tienen respuestas de oposición al color; responden en forma específica a la longitud de onda de la luz.

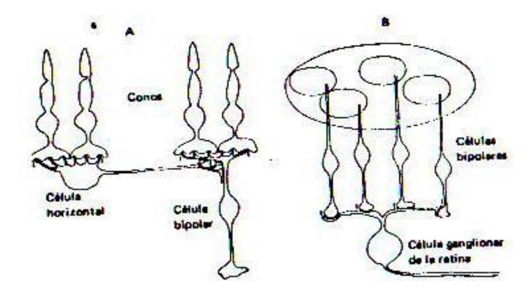


FIG. 4.9 Probable explicación anatómica del mecanismo fisiológico responsable de la direccionalidad selectiva. En A una célula bipolar recibe información convergente excitatoria de un grupo de conos y es inhibida, a través de una célula horizontal, por un segundo grupo de conos desplazadores lateralmente con respecto al primero. La secuencia de iluminación de las dos poblaciones de conos determina la selectividad direccional de la célula bipolar. En B una célula ganglionar con selectividad direccional recibe información convergente excitatoria de una población de células bipolares como la de la porción A de la figura. E: sinapsis facilitadoras; I: sinapsis inhibidoras. (Tomado de Michael, 1968.)

En gatos, Kuffler (1953) encontró tipos de respuesta on, off u on off en las fibras del nervio óptico (figura 4.10). El tipo característico dependía de cuál porción de los campos sensoriales de estas células era activado. Los campos son concéntricos en forma y tienen un diámetro relativamente pequeño en el centro de la retina y mucho más grande en la periferia de la misma. El tamaño de los campos depende del número de receptores que convergen a cada una de las células ganglionares.

Existen ciertos indicios de direccionalidad selectiva en las células ganglionares de la retina del gato (Rodieck y Stone, 1965a, b), pero menos complejos que los encontrados en la ardilla o en la rana.

En el mono (Hubel y Wiesel, 1960), los campos sensoriales de las células ganglionares son concéntricos con un centro on y una periferia off, o viceversa. El tamaño de los campos es pequeño cerca de la fóvea

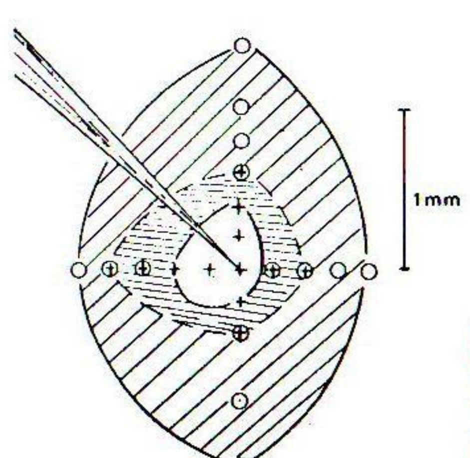


FIG. 4.10 Distribución de respuestas de una célula ganglionar con centro ON y periferia OFF. El dibujo representa el campo sensorial. Las cruces representan respuestas ON (centro del campo); las líneas diagonales, respuestas OFF (periferia del campo). La zona intermedia (líneas horizontales) provoca una respuesta ON-OFF. (Tomado de Kuffler, 1953.)

y relativamente grande en la periferia de la retina. Algunas células responden en forma específica a la longitud de onda de la luz.

En la retina del hombre hay alrededor de 136 millones de receptores y únicamente un millón de fibras en cada nervio óptico. Si una organización retiniana similar existe en este mamífero como la encontrada en el mono, podemos afirmar con seguridad que una de las principales características de los circuitos retinianos de los mamíferos es el aumento de convergencia (Boycott y Kolb, 1973a, b). Esta convergencia significa que la forma específica de respuesta de las células ganglionares está determinada por la actividad de un gran número de receptores y células bipolares, y que esta información "concentrada" es la que se maneja en niveles subsecuentes. Más aún, como lo menciona Wita (1972), el contenido informacional en cada célula ganglionar y en cada fibra del nervio óptico asociado con ella se confunde con ruido, cuando únicamente se considera un potencial de acción trasmitido en este sistema. Sólo cuando el ritmo y la frecuencia de los potenciales de acción incluidos en un periodo de 60 a 200 milisegundos son considerados, la información que se lleva en estos periodos puede alcanzar cierta significación.

Esto denota que la información en cada fibra del nervio óptico contiene datos que surgen de una población de receptores en una región retiniana, y que estos datos son trasmitidos como patrones específicos de potenciales de acción. El patrón específico contiene por lo menos dos diferentes tipos de información, una de ellas acerca del lugar particular activado en la retina, y la otra acerca de la forma específica del estímulo.

Obviamente, la salida a nivel de la retina no es suficiente para dar lugar a un proceso perceptual. Esto significa que la actividad retiniana debe ser decodificada en porciones posteriores del sistema. Que los patrones no tengan ninguna semejanza con la forma y características de los estímulos externos indica que estructuras más centrales deben ser capaces de identificar estos patrones específicos, de acuerdo a la lógica particular de activación que les dio origen.

Cuerpo geniculado lateral

Las células en esta estructura son muy similares a las células ganglionares de la retina. Ambas tienen campos sensoriales, con centros on y periferias off o viceversa (Baumgartner y colaboradores, 1965; Hubel, 1960; Hubel y Wiesel, 1961). Las células en el cuerpo geniculado lateral responden a luz difusa y a movimientos inespecíficos de un objeto (Hubel, 1960).

De manera característica, las células en esta estructura presentan actividad espontánea en forma de trenes, la cual es inhibida por la activación de la retina (Erulkar y Fillenz, 1960). En el mismo sentido, existe una acción inhibitoria muy importante de la periferia de los campos hacia la porción central de los mismos (Hubel y Wiesel, 1961). Esto significa que dentro del cuerpo geniculado lateral existe una gran cantidad de circuitos implicados en procesos de inhibición lateral. Esta interpretación se sostiene porque existe una relación uno a uno en el número de fibras que entran y en el número de fibras que salen del cuerpo geniculado lateral (Chow y colaboradores, 1950), de tal forma que las interacciones entre porciones de los campos deben estar relacionadas con circuitos dentro de esta estructura.

Las células del cuerpo geniculado lateral responden en forma específica ante el color de los estímulos (Wiesel y Hubel, 1966); algunas de ellas responden también ante contraste (Michael, 1973), quizá como resultado de los circuitos de inhibición lateral antes mencionados. Por otro lado, existe una representación topográfica punto a punto del campo visual en esta estructura (Montero y colaboradores, 1968). Estos hechos revelan que el cuerpo geniculado lateral es una estructura que está relacionada, de alguna manera, con la codificación de color y de contraste de los estímulos, pero que no tiene nada que ver con el manejo de movimientos específicos y de direccionalidad, porque no se han encontrado células en esta región que tengan estas características (Michael, 1973) (figura 4.11).

Colículo superior

La relación del cuerpo geniculado lateral con la codificación de contraste de color tiene su contraparte en el manejo colicular de direccionalidad

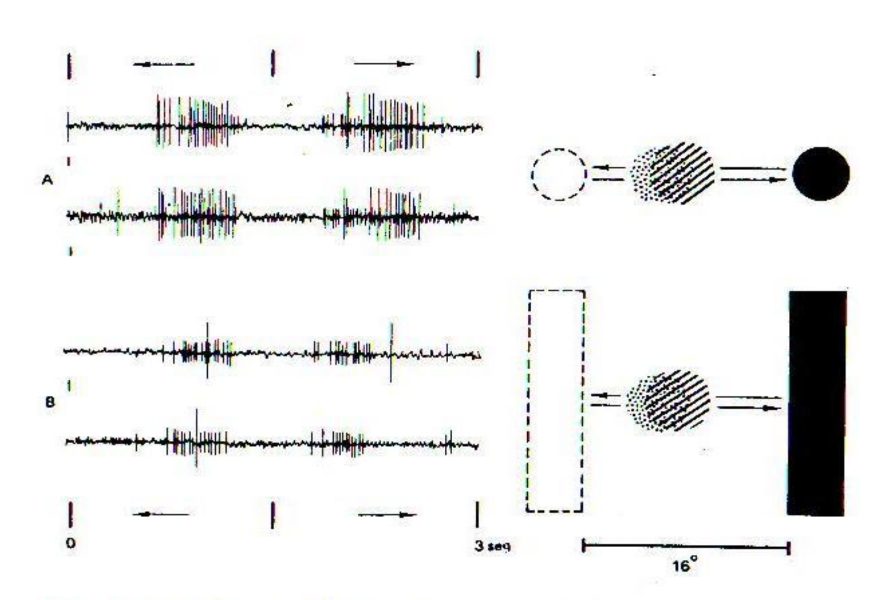


FIG. 4.11 A: Los movimientos de un punto luminoso provocan la misma respuesta en el geniculado lateral, independientemente de su dirección. B: Lo mismo sucede cuando el estímulo es una barra. Esto indica que el cuerpo geniculado lateral no responde a la direccionalidad de los estímulos que activan la retina. (Tomado de Montero y colaboradores, 1968.)

y movimientos oculares (Michael, 1971; Sprague, 1972; Schiller y Stryker, 1972; Goldberg y Wurtz, 1972; Wurtz y Goldberg, 1972a, b; Sprague y colaboradores, 1970; Berlucchi y colaboradores, 1972; Michael, 1972; Michael, 1972).

En la ardilla se han descrito dos tipos de células coliculares (Michael, 1971; Michael, 1972a, b); el primero tiene direccionalidad selectiva y sus campos sensoriales son rectangulares y responden en forma óptima a un estímulo alargado (por ejemplo, una barra) que tenga un movimiento particular. Se supone que este tipo de respuesta es integrado por circuitos convergentes que provienen de células ganglionares en la retina de este animal (Michael, 1972). Si un gran número de células ganglionares convergen hacia una célula con direccionalidad selectiva en el colículo, entonces un estímulo que se mueva en la retina y active los receptores conectados con estas células ganglionares puede activar la célula colicular (figura 4.12). La dirección preferida del movimiento probablemente se integra a través de la acción de circuitos de inhibición lateral, que inhiben células adyacentes sólo cuando un estímulo se mueve en una dirección particular, pero no en la opuesta.

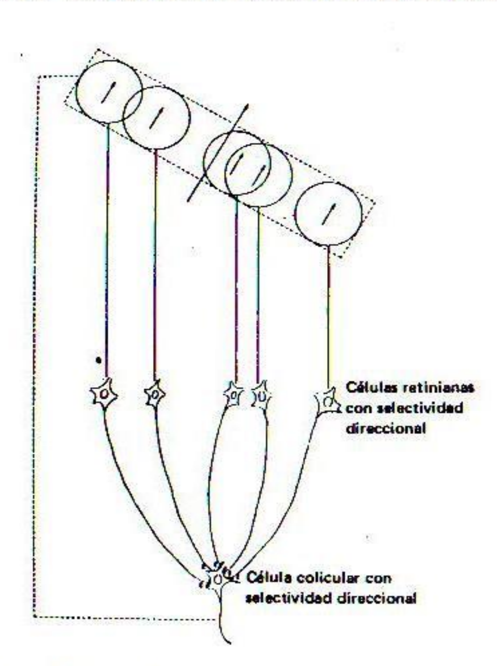


FIG. 4.12 La explicación de la selectividad direccional de las células coliculares probablemente depende de circuitos convergentes que provienen de varias células ganglionares de la retina. Estas células retinianas serían direccionalmente selectivas también. En la figura se muestran los campos sensoriales adyacentes de estas células y la dirección preferencial (flechas) de un estímulo que les provoca respuestas óptimas. (Tomado de Michael, 1972.)

El segundo tipo de células es conocido como *hipercomplejo;* recibe información convergente de células complejas localizadas en la corteza visual (figura 4.13) (Michael, 1972) y responde en forma óptima a un estímulo alargado, con una longitud específica que se mueve en una dirección particular (figura 4.14). Los campos sensoriales de estas células poseen una región facilitadora central que tiene forma de cuadrado, rodeada por dos porciones que poseen la misma forma (Michael, 1971).

El colículo superior de la ardilla posee una organización topográfica columnal (Michael, 1972). La porción dorsal de cada columna vertical de células tiene una gran porción de unidades con selectividad direccional, mientras que la porción ventral contiene células hipercomplejas (Michael, 1972).

En el mono, el colículo superior recibe información directa de la retina e indirecta de la corteza (Goldberg, 1972). En este mamífero, algunas células son pandireccionales, en el sentido de que responden a un estímulo estacionario o a un estímulo que se mueve independientemente de la

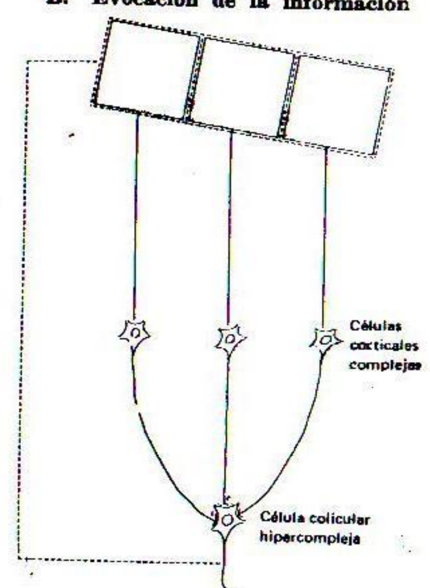


FIG. 4.13 Mecanismo probable que explica las respuestas de una célula colicular hipercompleja. Tres células corticales complejas convergen en la célula colicular; dos de ellas inhibitorias, y la tercera (la central en este esquema) con influencia facilitadora. Los campos sensoriales de las células complejas son idénticas, salvo en la posición que ocupan. La estimulación del campo central activa a la hipercompleja, mientras que la actuación de los dos adyacentes la inhibe. Esto explica la sensibilidad y especificidad a la longitud de los estímulos que se observa en la célula colicular hipercompleja. Su selectividad direccional y otras características están dadas por las células complejas. e: sinapsis facilitadora; i: sinapsis inhibidora. (Tomado de Michael, 1972.)

dirección de este movimiento (Goldberg y Wurtz, 1972). Otras células tienen selectividad direccional y reciben información convergente de ambos ojos (Goldberg y Wurtz, 1972).

En el mono, las respuestas de las células coliculares ocurren antes de la aparición de un movimiento ocular (Goldberg y Wurtz, 1972) y están bien correlacionadas con la dirección específica y con la longitud de este movimiento ocular (figura 4.15) (Wurtz y Goldberg, 1972); incluso la lesión en esta estructura altera movimientos sacádicos oculares al aumentar su latencia de ocurrencia (Wurtz y Goldberg, 1972).

En el gato, la lesión de esta estructura deteriora movimientos oculares de seguimiento (Sprague y colaboradores, 1970; Berlucchi y colaboradores, 1972), mientras que su estimulación (en el mono) evoca movimientos oculares (Schiller y Stryker, 1972). Esto quiere decir que el colículo superior parece participar en la detección de estímulos móviles y en el control de los movimientos oculares. Si la hipótesis de Noton y Stark (1971) (véase más adelante), concerniente a la importancia de los movimientos oculares

en los procesos perceptuales, es verdadera, entonces esta estructura resulta básica para el control de estos procesos.

Por otro lado, de nuevo aquí las respuestas de las células de esta estructura parecen poderse explicar por la acción de circuitos de convergencia que se originan en la retina y en la corteza cerebral.

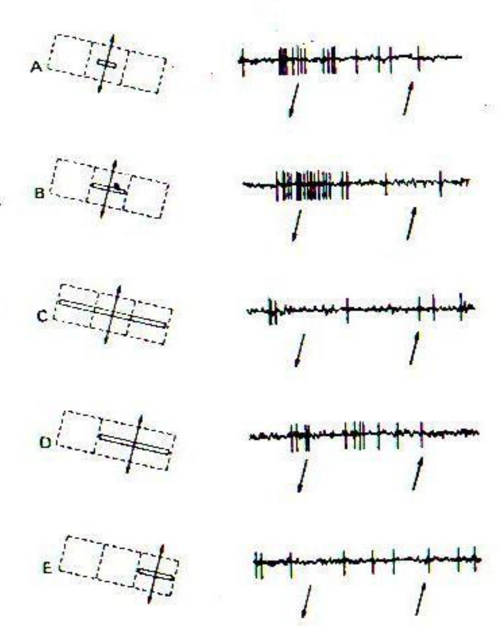


FIG. 4.14 Respuestas de una célula colicular hipercompleja ante una barra luminosa de longitud variable. La célula presenta selectividad direccional, orientación preferencial (barra inclinada hacia la derecha) y respuesta óptima ante determinadas longitudes del estímulo. Las flechas indican la dirección del movimiento de las barras. (Tomado de Michael, 1972.)

Corteza visual

Los campos sensoriales de las células de la corteza visual son muy diferentes de los descritos para el cuerpo geniculado lateral. Los cambios en su forma son explicables por la existencia de procesos que tienen lugar dentro de la corteza, y no en los circuitos geniculocorticales (Baumgartner y colaboradores, 1965). Estos circuitos tienen como características distintivas la divergencia de señales.

En el mono *(Macaca mulata)*, cada célula del cuerpo geniculado lateral, cuyos campos sensoriales se encuentran cerca de la fóvea, manda información a por lo menos 72 células en el área 17 de la corteza occi-

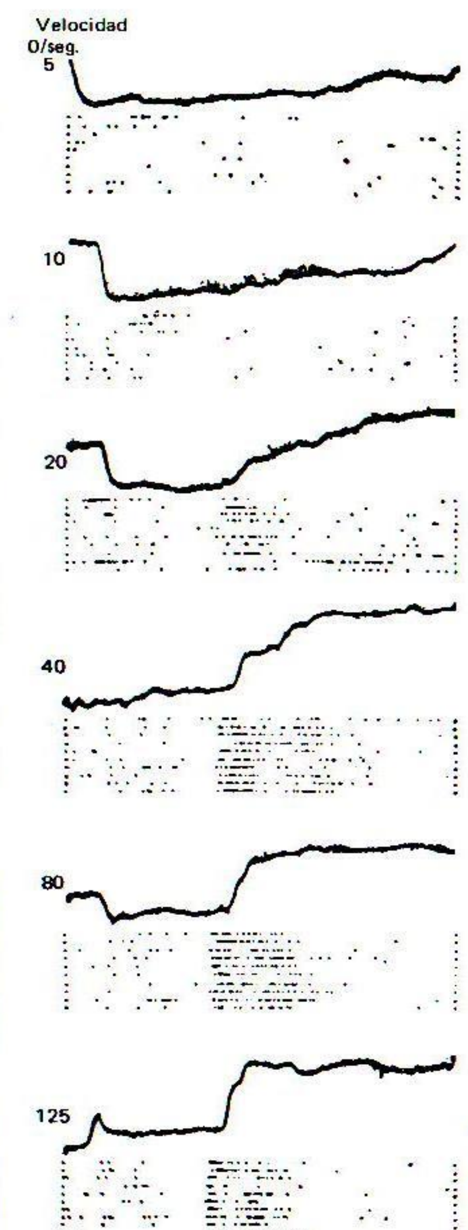


FIG. 4.15 Movimientos oculares lentos de seguimiento (línea irregular continua) y disparos neuronales (puntos). Existe una correlación clara entre la velocidad de los movimientos oculares de seguimiento (por lo menos a partir de 20°/seg.) y las descargas neuronales. Los números indican la velocidad del movimiento ocular en grados/seg. (Tomado de Wurtz y Goldberg, 1972.)

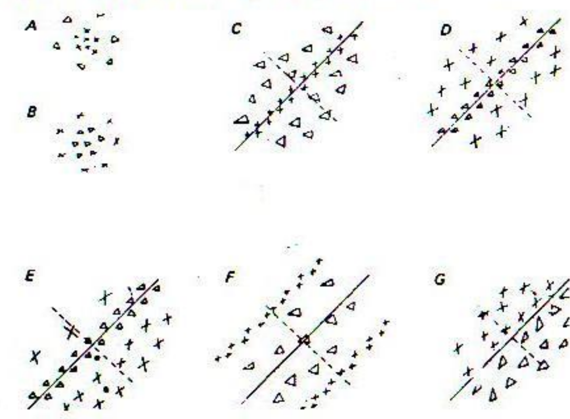


FIG. 4.16 Campos sensoriales de células del cuerpo geniculado lateral (A y B) y de la corteza visual del gato (C, D, E, F, G). A: celula con centro ON. B: célula con centro OFF. Las células simples de la corteza visual responden óptimamente ante orientaciones específicas de una barra (línea continua en los dibujos C a G). Las x representan áreas que responden ON; y los △, áreas que responden con inhibición (OFF). Como se ve, las células simples pueden ser de distintos tipos. (Tomado de Hubel y Wiesel, 1962.)

pital y a por lo menos 196 células de la misma área, cuando su campo sensorial está cerca de la periferia de la retina. Esta gran divergencia de circuitos implica que cada neurona cortical recibe información duplicada del cuerpo geniculado lateral (Chow y colaboradores, 1950).

Existen por lo menos cuatro diferentes tipos de células en la corteza visual del gato (Hubel y Wiesel, 1965; Eysel y Grusser, 1971). El primer tipo se conoce con el nombre de *células simples,* las cuales se encuentran fundamentalmente en el área visual 17 (corteza visual primaria) (Hubel y Wiesel, 1965). Sus campos son concéntricos o alargados (Hubel y Wiesel, 1962; Hubel y Wiesel, 1965). La posición del estímulo en la retina es muy crítica para estas neuronas. La orientación de los estímulos que provocan una respuesta óptima en estas células es también muy crítica (Hubel y Wiesel, 1962) (figura 4.16).

En esta misma área 17 y en la adyacente 18 (corteza visual secundaria) existen células que reciben el nombre de *complejas.* Estas unidades responden en forma similar a las células simples, pero sus campos sensoriales son mayores en tamaño y nunca concéntricos en forma (Hubel y Wiesel, 1962; Hubel y Wiesel, 1965; Eysel y Grusser, 1971). La respuesta de estas células es independiente de la parte del campo sensorial estimulado. Es muy probable que las células complejas reciban información de células simples; al menos esta es la mejor explicación para la similitud de respuestas para los dos tipos de células y para el incremento en el tamaño en los campos sensoriales de las segundas. Las respuestas de estas

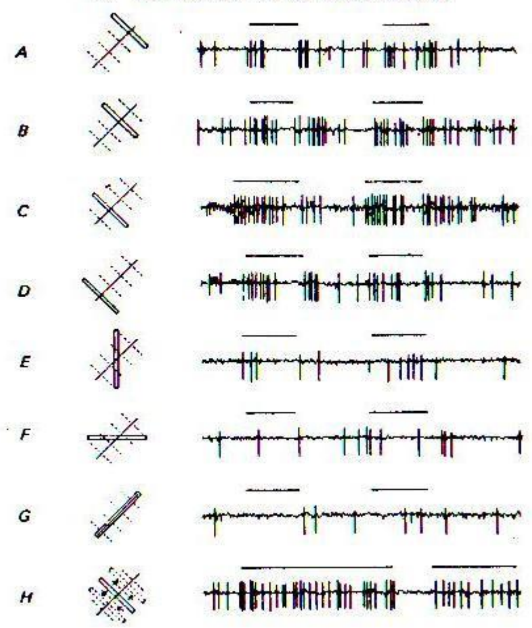


FIG. 4.17 Respuestas de una célula compleja. La célula responde óptimamente ante una orientación específica de una barra y su campo sensorial es mayor que el de las células simples. En la parte izquierda los estímulos utilizados (barras en diferentes posiciones). En la derecha las respuestas (las líneas horizontales sobre cada registro indican la duración del estímulo). (Tomado de Hubel y Wiesel, 1962.)

células son óptimas a un estímulo alargado, por ejemplo, una línea o una barra con una orientación crítica (Hubel y Weisel, 1965) (figura 4.17).

El tercer tipo de células ha sido denominado *unidades hipercomplejas de bajo orden*. Estas se encuentran en las áreas 18 y 19 (corteza visual terciaria). Responden, al igual que las células complejas, a un borde o a una barra alargada, pero la longitud de ésta es crítica para su respuesta. El estímulo óptimo en estas células es una línea con una orientación crítica que cae en una región específica de la retina. Estímulos similares en porciones adyacentes son inhibitorios para ella (Hubel y Wiesel, 1965). Las respuestas de estas células pueden ser explicadas si se supone la existencia de circuitos convergentes que surgen de células complejas, algunos facilitatorios y otros inhibitorios.

El cuarto tipo de células es llamado *unidades hipercomplejas* de alto orden. Sus respuestas se parecen a las encontradas en las células hipercomplejas de bajo orden, pero difieren en que responden a una línea en

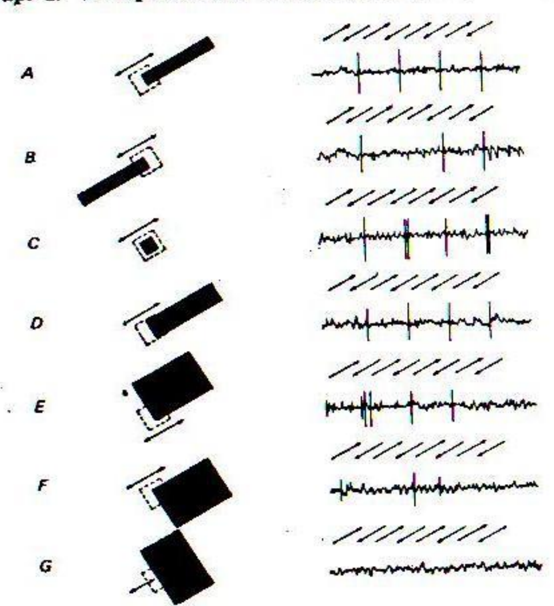


FIG. 4.18 Respuestas de una célula hipercompleja de la corteza estriada del mono. La célula responde óptimamente cuando el estímulo (parte izquierda de la figura) posee orientación y dirección específicas. El tamaño del estímulo es crítico también. Las flechas indican la dirección del movimiento de los estímulos. (Tomado de Hubel y Wiesel, 1968.)

cualquiera de dos orientaciones separadas por 90° (Hubel y Wiesel, 1965). Las células hipercomplejas de alto orden se hallan sobre todo en la corteza terciaria y, al igual que las células de bajo orden, responden óptimamente a un estímulo que se mueve en cierta dirección. El tamaño de los campos sensoriales de estas células de alto orden es mucho mayor que el tamaño de los campos de las células de bajo orden, siendo iguales sus respuestas, independientemente de la parte del campo estimulado (Eysel y Grusser, 1971) (figura 4.18). En general, la conducta de las células de alto orden se desarrolla como si recibieran información de un gran número de células hipercomplejas de bajo orden (Hubel y Wiesel, 1965).

La independencia en la respuesta de estas células, en relación a la localización del estímulo, significa que estas neuronas son invariables con respecto a la localización. Este hecho puede ser explicado si suponemos que neuronas que responden a estímulos complejos, pero localizados en porciones específicas de la retina, convergen hacia las mismas.

La estructuración de la corteza visual del gato es columnar. Cada columna vertical contiene células similares en relación a las características

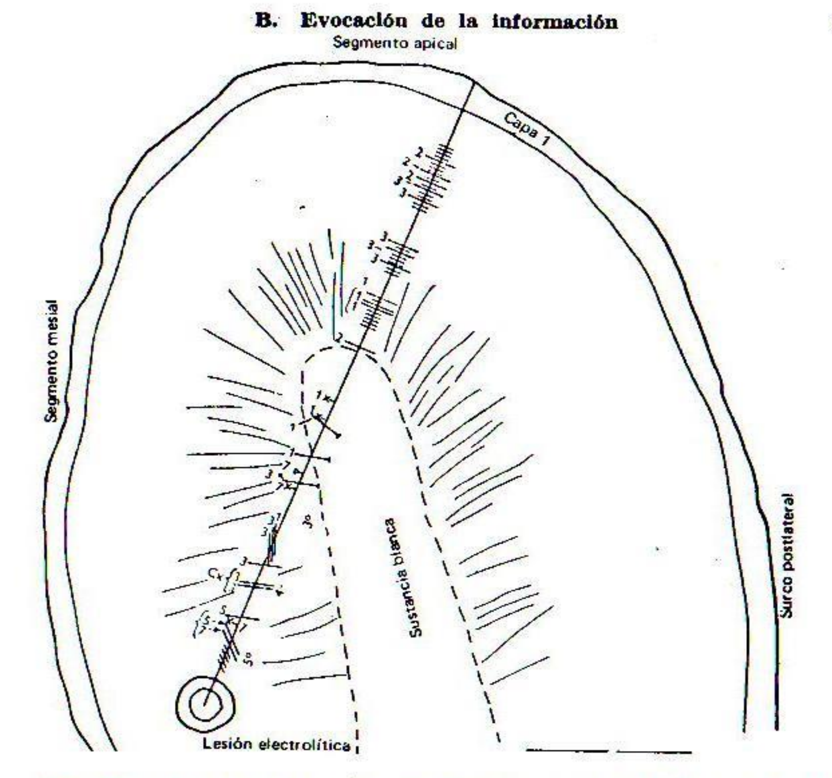


FIG. 4.19 Reconstrucción de una penetración con microelectrodo a través de la circunvolución lateral (véase la figura siguiente para referencias anatómicas). Las líneas perpendiculares al trayecto del microelectrodo representan orientaciones verticales de los campos sensoriales de las células registradas. Cx: células complejas. x: células ON. △: células OFF. Se observa una similitud en las características de las células en una gran porción de esta penetración perpendicular a la superficie cortical. (Tomado de Hubel y Wiesel, 1962.)

de complejidad óptima, orientación del estímulo, etc. (Hubel y Wiesel, 1965, 1962). Se ha informado de resultados similares en el mono (Hubel y Wiesel, 1968; Wurtz, 1969) (figuras 4.19 y 4.20).

Se ha supuesto (Hubel y Wiesel, 1968) que las células simples reciben información convergente de células concéntricas que se hallan en el cuerpo geniculado lateral; asimismo, células complejas parecen recibir información convergente que surge de células simples; células hipercomplejas de bajo orden parecen recibir información convergente de células complejas y, por último, células hipercomplejas de alto orden parecen recibir información convergente de células hipercomplejas de bajo orden (Hubel y Wiesel, 1968) (figuras 4.21 y 4.22).

Estos circuitos de alta convergencia pueden explicar tanto el aumento de complejidad que se observa en células simples y en células hipercom-

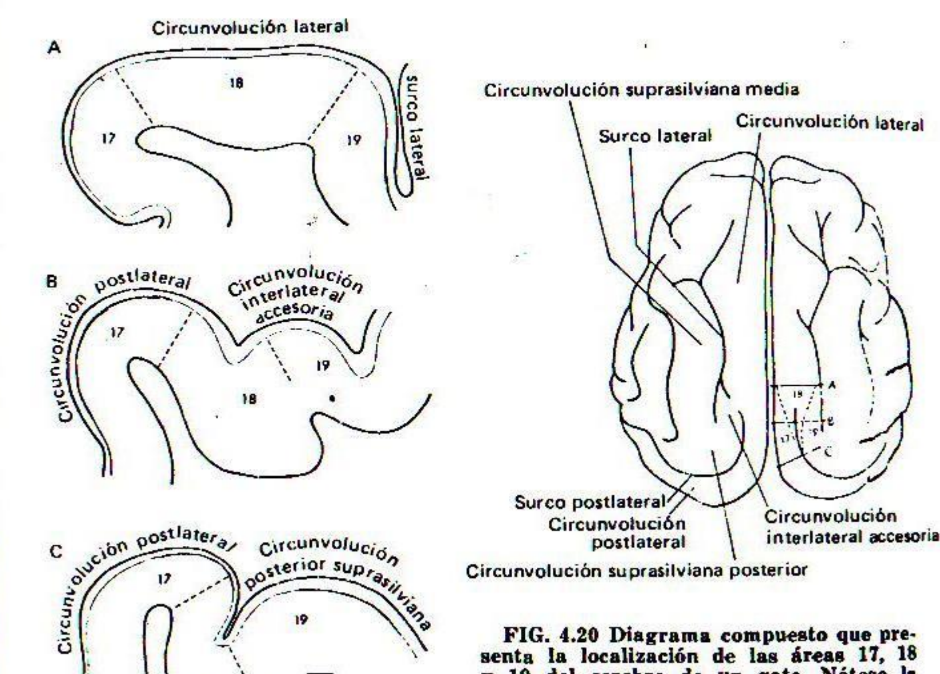


FIG. 4.20 Diagrama compuesto que presenta la localización de las áreas 17, 18 y 19 del cerebro de un gato. Nótese la localización de la circunvolución postlateral para referencia anatómica de la figura anterior. (Tomado de Hubel y Wiesel, 1965.)

plejas de alto orden, como el incremento en el tamaño de sus campos sensoriales. En términos informacionales, este aumento de convergencia significa que información muy compleja es concentrada en pocos canales, a medida que nos movemos de la periferia a las porciones centrales del sistema visual. En estos términos, relativamente pocas células pueden contener en su forma específica de respuesta, la misma información que previa-

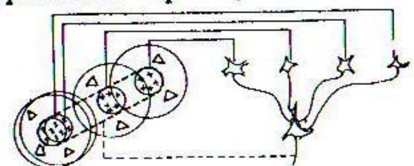


FIG. 4.21 Esquema para explicar la organización de los campos sensoriales de las células simples. Una gran cantidad de células del cuerpo geniculado lateral, de las cuales cuatro están representadas aquí, tienen centros ON (cruces) localizados en una línea en la retina. Todas ellas convergen en una célula simple. Esta tendrá así un campo sensorial ON alargado (líneas interrumpidas en la parte izquierda de la figura). (Tomado de Hubel y Wiesel, 1962.)

mente estuvo relacionada con la actividad de un número de elementos mucho mayor. Esta "concentración" de la información probablemente se hace a expensas de complicar los patrones neuronales de respuesta en las unidades de alta convergencia. Esto quiere decir que si una célula recibe información convergente de dos o más células, los patrones de actividad neuronal en la célula qué recibe esta información deben ser una combinación de los patrones que le llegan. Los patrones combinados deben contener de alguna manera los patrones previos.

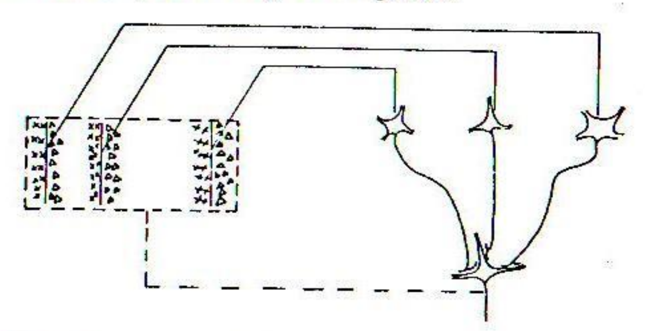


FIG. 4.22 Esquema para explicar la organización de una célula compleja. Tres células simples con la misma orientación de campos (líneas verticales a la izquierda de la figura) y con semejantes zonas facilitadoras (cruces) e inhibidoras (triángulos) convergen en una célula compleja (parte inferior derecha de la figura). (Tomado de Hubel y Wiesel, 1962.)

Otras estructuras

La información visual no se detiene a nivel de la corteza visual terciaria. Existen evidencias que indican que la corteza visual proyecta a otras estructuras (Kaas y colaboradores, 1972; Chalupa y colaboradores, 1972; Pribram, 1972; Gross y colaboradores, 1972; Cuénod y colaboradores, 1965; Hubel y Wiesel, 1969; Dow y Dubner, 1969). Estas evidencias también demuestran que las respuestas de las células en algunas de estas estructuras pueden ser aún más complicadas (en términos del estímulo óptimo que las hace responder) que las registradas en el área 19 (Gross y colaboradores, 1972); por ejemplo, en el mono, se ha encontrado que algunas células localizadas en la corteza inferotemporal responden en forma óptima a la presentación de un patrón visual que se asemeja a la mano de un mono (Gross y colaboradores, 1972). Esta evidencia indica que posiblemente los circuitos de convergencia son mantenidos y exagerados en este nivel. Esto significa que la información se encuentra más concentrada en algunas de estas estructuras, las cuales probablemente contienen la información asociada con la actividad de las estructuras previas (figura 4.23).

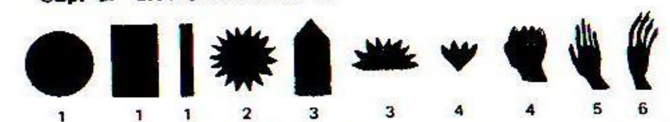


FIG. 4.23 Ejemplos de estímulos usados para estimular un grupo de neuronas de la corteza inferotemporal del mono. Estas unidades poseen una alta especificidad y complejidad para responder ante estímulos compuestos. Los estímulos están ordenados de acuerdo con su capacidad de activar las unidades. 1: no se obtienen respuestas; 2 y 3: pocas respuestas; 6: máximas respuestas. (Tomado de Gross y colaboradores, 1972.)

Otras estructuras en las cuales la concentración de la información codificada puede tener lugar son el núcleo pulvinar y el núcleo caudado (Kaas y colaboradores, 1972; Chalupa y colaboradores, 1972; Pribram, 1972; Grinberg-Zylberbaum y colaboradores, 1973; Grinberg-Zylberbaum y colaboradores, 1974; Buchwald y colaboradores, 1962). Esta evidencia ya fue analizada parcialmente en el capítulo anterior, al menos para el caso del núcleo caudado.

Procesos similares parecen ocurrir en el sistema auditivo. En este sistema, se ha encontrado (Whitfield y Evans, 1965; Evans, 1971) que en las porciones periféricas, las células responden a sonidos relativamente simples (por ejemplo, tonos puros), mientras que las respuestas de las células en la corteza auditiva se han asociado con sonidos mucho más complejos. Existen unidades que responden de manera óptima a un sonido que varía su frecuencia en forma secuencial. La óptima secuencia de variación puede ser en el sentido de incrementar o decrementar el tono. Este tipo de respuesta puede ser explicado si las células reciben información convergente de otras que responden a cada frecuencia de la secuencia completa. Incluso, el hecho de que respondan específicamente a un incremento o a un decremento de tono puede ser explicado si se supone la existencia de circuitos de inhibición lateral que se activan sólo cuando la estimulación de estas células es en el sentido de una secuencia preferencial (figura 4.24).

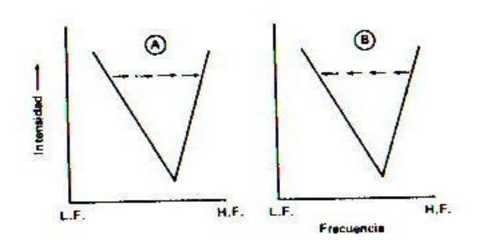


FIG. 4.24 Dos tipos de respuesta direccional encontrada en neuronas corticales. A: respuesta a un incremento de frecuencias. B: respuesta a un decremento de frecuencias. Los estímulos son sonidos de frecuencia variable. (Tomado de Whitfield y Evans, 1965.)

De nuevo, aquí se puede pensar que, a medida que nos movemos de las porciones periféricas del sistema hacia las porciones centrales, existe un aumento de convergencia que hace posible la reducción en el número de canales a través de los cuales se transmite información compleja.

La información auditiva, al igual que la visual, probablemente no se "detiene" en la corteza auditiva. Existen evidencias que indican la existencia de áreas corticales extraauditivas que responden a estímulos sonoros (Bental y Bihari, 1963; Thompson y colaboradores, 1963; Thompson y colaboradores, 1963; Grinberg-Zylberbaum y colaboradores, 1973; Sendwick y Williams, 1967; Albe-Fessard y colaboradores, 1960a, b). Algunas de ellas podrían recibir información auditiva muy compleja y previamente integrada en los circuitos de alta convergencia.

RESUMEN

1. Existen diferentes tipos o formas de evocación de la información almacenada en la memoria. El más simple es el llamado *ahorro en el reaprendizaje*, otro es el fenómeno de reconocimiento, otro más es el relacionado con la asociación nombre-objeto y, por último, la evocación de tipo redintegrativo.
2. La evocación de la información implica la reconstrucción de un patrón neuronal previamente almacenado. El tipo de evocación depende de la mayor o menor exactitud con que se reconstruya el patrón neuronal almacenado.
3. La retina tiene como característica fundamental poseer circuitos de alta convergencia. Los campos sensoriales de las fibras del nervio óptico son concéntricos y poseen un centro y una periferia que pueden dar respuestas de tipo on y de tipo off.
4. El cuerpo geniculado lateral parece estar implicado en el análisis de la codificación acerca de color y del contraste de los estímulos.
5. El colículo superior parece codificar direccionalidad y movimiento de los estímulos, y además está implicado en el control de los movimientos oculares.
6. En la corteza visual se han descrito por lo menos cuatro tipos de células: *i*) las llamadas células simples; *ii*) las células complejas; *iii*) las células hipercomplejas de bajo orden, y *iv*) las denominadas células hipercomplejas de alto orden.
7. La información visual no se detiene a nivel de la corteza visual; otras estructuras cerebrales parecen recibir información altamente integrada que proviene de la corteza.
8. La misma situación parece existir para el sistema auditivo.
9. Una de las características más sobresalientes del sistema visual y del sistema auditivo es la existencia de circuitos de alta convergencia, desde la periferia del sistema hasta las estructuras centrales del mismo. Estos circuitos permiten que relativamente pocos canales contengan, por su forma de activación, información altamente compleja y concentrada.

C. DISPARO DUPLICADO DE LOS PATRONES NEURONALES DURANTE LA EVOCACIÓN

Neuronas polisensoriales de alta convergencia

Ahora estamos en posibilidad de proponer una contestación a la pregunta que se planteó acerca de cómo un estímulo es capaz de desencadenar una duplicación de un patrón neuronal. Si tanto el sistema visual como el auditivo tienen como característica principal el aumento de convergencia, y si los circuitos convergentes de los dos sistemas establecen una comunicación mutua en algún nivel del sistema nervioso, entonces es posible una interacción funcional entre ambos. Esta comunicación puede establecerse por neuronas polisensoriales, en las cuales la asociación de patrones puede ser realizada.

En el capítulo 3 se mencionó la existencia de neuronas polisensoriales; ésta y la de áreas cerebrales de interacción entre los sistemas visual y auditivo es un hecho bien conocido en la neurofisiología contemporánea.

Estructuras cerebrales como el núcleo pulvinar (Wright, 1971; Chalupa y colaboradores, 1972; Allman y colaboradores, 1972), la corteza inferotemporal (Gross y colaboradores, 1972; Pribram, 1972), el núcleo caudado (Encabo y Buser, 1964; Sendwick y Williams, 1967; Albe-Fessard y colaboradores, 1960; Albe-Fessard y colaboradores, 1960; Grinberg-Zylberbaum y colaboradores, 1973), la formación reticular (Hernández-Peón, 1965; Yoshii y colaboradores, 1957; Hernández-Peón, 1961), la corteza de asociación (Bental y Bihari, 1963; Thompson y colaboradores, 1963; Thompson y colaboradores, 1963) y aun la corteza visual (Morrell, 1967; Murata y colaboradores, 1965) pueden llenar las características antes mencionadas.

Incluso si las neuronas polisensoriales son de la misma clase y características que las descritas por Morrell (1967) (véase la sección acerca de la actividad unitaria), entonces no sólo es posible una asociación entre patrones, sino también, mucho más que esto, una duplicación de los mismos.

Esta postulación puede entenderse mejor en el siguiente ejemplo: imaginemos a un hombre del desierto que nunca haya visto una flor. La primera vez que le mostremos una rosa, seguramente podrá verla, aunque no sabrá qué cosa es ni qué nombre tiene. Podemos afirmar, entonces, que la percepción de la rosa resultó, en este sujeto, de la actividad compleja y específica de su sistema visual, al menos de la actividad de las neuronas simples, complejas o hipercomplejas de la corteza cerebral. Si, al tiempo que presentamos la rosa, damos una información verbal, como: "Esto es una flor", y si el patrón verbal "flor" es pronunciado cada vez

que nuestro hipotético sujeto vea la rosa, llegará un momento en que será suficiente presentarle la información visual (en ausencia de la información verbal) para que el hombre pueda decir: "esta es una flor"; asimismo, será suficiente presentarle la información verbal (en ausencia de la información visual) para que el hombre se imagine una rosa.

En este caso, la imagen de la rosa es la evocación de la memoria visual de la flor previamente percibida; el patrón verbal es únicamente el estímulo que dispara y hace evocar esta memoria. En el otro caso, la verbalización "esta es una flor" es la evocación de la memoria verbal del nombre previamente escuchado; el objeto visual, en este caso, es únicamente el estímulo que dispara y evoca esta memoria.

Para tener la evocación visual o verbal de la flor, es necesario reproducir el patrón neuronal de activación que normalmente ocurre cuando damos la información verbal o visual. En este caso particular, las neuronas de la corteza visual primaria, secundaria y terciaria, o las correspondientes células en el sistema auditivo, deben activarse con patrones electrofisiológicos similares a los correspondientes a una percepción real.

Definitivamente, si esto es cierto, el patrón neuronal asociado a la información verbal "flor" debe ser suficiente para dar lugar al patrón neurofisiológico vinculado con la percepción visual rosa, o por lo contrario, el patrón neuronal visual "rosa" debe ser suficiente para dar lugar al patrón verbal.

La presentación real de una flor activa millones de receptores a nivel de la retina. Esta activación converge en los axones del nervio óptico y, después de pasar a través del cuerpo geniculado lateral, alcanza la corteza visual primaria, en donde un gran número de células de tipo simple comienzan a responder. La activación de estas células, converge, a su vez, en las células complejas y su actividad determina, a través de sus tipos convergentes, la respuesta de células hipercomplejas. De aquí, la información visual altamente concentrada viaja a neuronas polisensoriales de alta convergencia, que al mismo tiempo podrían recibir información verbal altamente concentrada en forma de patrones neurofisiológicos.

Mediante un proceso, hasta ahora desconocido, estas células podrían almacenar el patrón combinado y responder a cada uno de los estímulos simples con él (Morrell, 1967). Esto no quiere decir que la memoria pueda estar contenida en forma privada en algunas neuronas; más bien, estas unidades pueden participar en muchos procesos de evocación. La memoria específica que es evocada probablemente dependería del patrón particular de activación que llega a estas células y dispara sus respuestas.

La activación de las neuronas polisensoriales y la activación de información altamente concentrada y contenida en sus patrones de respuesta es, probablemente, el primer paso en los procesos de evocación de la

información almacenada. Si los procesos se detienen a este nivel, es casi seguro que no habrá una manifestación verbal o no aparecerá una imagen evocada. Para que ésta tenga lugar, una activación más completa y duplicada de los patrones debe llevarse a cabo (véase más adelante).

Activación de circuitos divergentes

Nos encontramos ahora ante el problema más delicado y difícil del proceso de evocación: ¿cómo se logra la duplicación de los patrones almacenados en las diferentes estructuras cerebrales?

El conocimiento neurofisiológico contemporáneo es insuficiente para contestar en forma exacta y completa esta interrogante. Lo único que se puede hacer a este nivel es mencionar algunas probables, pero muy especulativas, ideas al respecto.

En primer lugar, la postulación previa acerca de la existencia de células polisensoriales de alta convergencia, en las que la asociación entre patrones tiene lugar, posee un valor lógico y teórico, en el sentido de que los procesos de asociación son mucho más fáciles, exactos y económicos en un sistema de relativamente pocos elementos que contengan información muy compleja y concentrada, que en un sistema que contenga una población gigante de neuronas, en las que la información esté fraccionada y dispersa.

La forma más lógica para explicar cómo se logra la duplicación de los patrones, por lo menos a nivel de la corteza cerebral, como resultado de la activación de las neuronas polisensoriales es postulando la existencia de circuitos divergentes de estas neuronas a las células de la corteza.

Si esta hipótesis es verdadera, entonces los circuitos hipotéticos de divergencia de las neuronas polisensoriales a las células de la corteza deben ser activadas en forma específica, cuando un patrón neuronal combinado aparezca en las células polisensoriales de alta convergencia.

Se podría postular que el ritmo, la frecuencia y otras características de los patrones en estas neuronas, son capaces de abrir y hacer responder circuitos de divergencia específicos. Esta operación de abrir circuitos podría estar relacionada y determinada por los periodos refractarios particulares o por la capacidad de seguir ciertas frecuencias en las neuronas que forman parte de los circuitos de divergencia. De esta manera, un cambio en la codificación de los patrones de respuesta de las neuronas polisensoriales podría ser el factor crítico que determinara cuáles circuitos de divergencia son activados y qué patrones característicos de respuesta aparecen en los mismos.

Todas estas ideas podrían explicar por qué cuando alguien sugiere que tengamos una imagen acerca de una flor podemos ver una rosa, y por qué cuando vemos una rosa podemos mencionar la palabra flor.

Obviamente, la palabra flor puede estimular la imagen de una gran cantidad de flores distintas o de partes de las mismas; la imagen casi nunca es completa y exacta, sino comúnmente borrosa e incompleta. Esto significa que la reproducción idéntica y total del patrón visual almacenado es muy difícil de alcanzar, siendo más común la activación de algunas partes de los patrones, probablemente aquellas que son comunes a todas las flores.

La reproducción total y exacta de los patrones visuales o de cualquier otra modalidad y el tipo específico de evocación logrado, probablemente dependan de las posibilidades de lograr las siguientes condiciones:

a) La exacta duplicación de los patrones en las neuronas polisensoriales.
b) El mismo estado de excitabilidad en los circuitos divergentes durante la adquisición y la evocación de la información perceptual.
c) La mayor o menor complejidad de la información almacenada.

La última condición se entiende si recordamos que es mucho más fácil evocar la palabra flor que la imagen flor. Quizá este hecho se relacione con la diferente cantidad de circuitos divergentes que deben ser activados en el sistema visual o en el auditivo.

La necesaria duplicación de los estados de excitabilidad, para lograr la reproducción de los patrones y, por tanto, la evocación de la información, se encuentra ilustrada en los experimentos llamados de *aprendizaje dependiente del estado,* en los cuales un animal emite una respuesta previamente aprendida solamente si es sometido durante la evocación a las mismas condiciones que ocurrieron durante la adquisición; por ejemplo, bajo el efecto de cierta droga.

Por otro lado, debe existir cierta lógica en la activación de los patrones, la cual está probablemente relacionada con el número de estímulos asociados o combinados. Pienso que la memoria de un evento es ésta lógica de activación, y ella no se localiza en la corteza cerebral ni en las estructuras polisensoriales, sino más bien tiene que ver con la activación de patrones específicos en muchas estructuras del sistema nervioso. En ese sentido, las neuronas polisensoriales se encuentran preparadas para responder con una combinación de patrones cuando una parte de la combinación es presentada; esto podría ser el proceso de "lectura de la memoria". A su vez, el patrón combinado por medio de circuitos divergentes, podría activar las estructuras que normalmente están implicadas en la percepción de los estímulos, y éstos podrían ser los procesos de evocación. Los procesos de lectura de la memoria y los de evocación constituyen juntos la memoria acerca de un evento.

Un fenómeno muy difícil de explicar en este modelo hipotético es el relacionado con las características anátomicas de los circuitos divergentes.

Una posibilidad es que estos circuitos son en cierto sentido iguales, pero inversos de los circuitos de convergencia. Esto significa que la activación debe ser iniciada en las células polisensoriales y de aquí llevar a activar células hipercomplejas de alto orden, después células hipercomplejas de bajo orden y finalmente células complejas y simples.

Si las porciones de la corteza cerebral así activadas están relacionadas con su organización columnal (Hubel y Wiesel, 1965), cada columna asociada a un atributo particular del estímulo, entonces la cantidad y la estructuración espaciotemporal de la activación columnal puede dar lugar a la aparición de una imagen evocada específica. Dependiendo del estado de excitabilidad de los circuitos divergentes, una u otra imagen podrían ser evocadas y así diferentes memorias podrían ser reconstruidas. Solamente si el estado del sistema permanece igual al que existió durante la activación original en la percepción, la información evocada podría ser la misma.

Otra posibilidad es que la activación de la corteza cerebral como resultado de la activación de las células polisensoriales sea a través de alguna estructura intermediaria. En el sistema visual esta estructura podría ser el colículo superior o el núcleo pulvinar o la corteza intertemporal o el cuerpo geniculado lateral y, de aquí, usando los circuitos normales la corteza visual.

Los recientes resultados de John y sus colaboradores (1973), acerca de la aparición evidente y reproducible del potencial de lectura (readout potential) en el cuerpo geniculado lateral, son probablemente una manifestación de los procesos anteriores.

El énfasis puesto en la corteza cerebral, como la estructura que necesita ser activada para lograr una completa evocación de la información visual almacenada, se basa en el experimento de Herrington y Schneidau (1968) (véase la sección de potenciales evocados en este capítulo), en el cual se encontró una duplicación de la morfología de potenciales provocados registrados en forma extracraneana (probablemente resultantes de la actividad de la corteza cerebral) cuando una figura geométrica fue presentada o cuando una evocación imaginada de la misma fue sugerida, y en el hecho de que la lesión en la corteza visual produce un estado de ceguera en el hombre.

Obviamente, estas evidencias no son suficientes para validar la idea de que una imagen visual evocada requiere la activación de la corteza occipital. Solamente una investigación que estudiara la capacidad de imaginación visual en sujetos que han sufrido una lesión reciente de su corteza occipital, podría resolver el problema. Por otro lado, la idea mencionada acerca de que las células polisensoriales participan en la codificación de la información visual y que su actividad es necesaria para activar la evocación de la información almacenada, es actualmente un

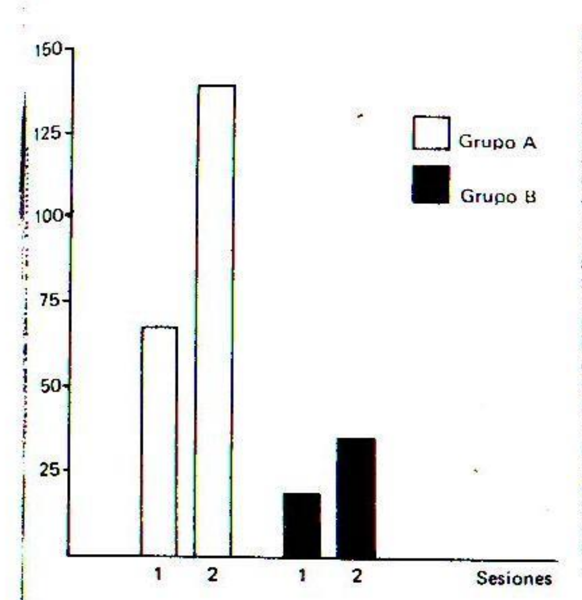


FIG. 4.25 Grupo A : Las barras blancas representan el promedio de pulsaciones de palanca hechos durante la primera (1) y segunda (2) sesiones de prueba en ratas implantadas pero no estimuladas en el núcleo caudado, que observaron previamente una rata entrenada pulsando la palanca en el interior de una caja de Skinner. Grupo B : Las barras negras representan lo mismo para un segundo grupo de ratas que fueron estimuladas en el núcleo caudado mientras observaban a una rata entrenada pulsando la palanca en el interior de una caja de Skinner. Las ratas a las que se les desorganizó la actividad de su núcleo caudado (grupo B) no realizaron este aprendizaje por observación (vicario), en cambio las otras (grupo A) sí aprendieron. Esto indica que el núcleo caudado interviene en el aprendizaje visual. (Tomado de Grinberg-Zylberbaum y colaboradores, 1974.)

tema de estudio experimental en muchos laboratorios. El autor y sus colaboradores hicieron recientemente un experimento (Grinberg-Zylberbaum y colaboradores, 1973), en el cual la actividad eléctrica del núcleo caudado de ratas fue desorganizada al aplicar pulsos cuadrados únicos a esta estructura, mientras los animales observaban otras ratas al pulsar una palanca en una caja de Skinner. La estimulación de esta estructura polisensorial deterioró este aprendizaje por observación. Este estudio indica la importante participación de esta estructura en la integración de la información visual (figura 4.25); sin embargo, es necesario hacer una prueba más directa, la cual puede consistir en lograr duplicar (en las estructuras polisensoriales) la actividad eléctrica normal que ocurre cuando un estímulo condicionado ha adquirido un significado, y ver si esta reproducción artificial determina la misma respuesta motora condicionada que la obtenida con el estímulo condicionado externo.

En un experimento muy reciente (Grinberg-Zylberbaum y Riefkhol, 1974) se registraron los potenciales provocados en el núcleo caudado, en el núcleo pulvinar, en la corteza frontal y en el núcleo centromediano de gatos durante la adquisición de un condicionamiento discriminativo, en el cual los animales aprendieron a ir al lado derecho de una cámara de reflejos cuando se les aplica una luz, y a dirigirse al lado izquierdo de la misma caja cuando se les aplica un sonido. Después de determinar la mor-

fología de los potenciales provocados ante los dos estímulos de las cuatro estructuras, se estimuló a éstas con reproducciones artificiales de la morfología de los potenciales provocados. La aplicación de las morfologías duplicadas asociadas a luz dio lugar a una respuesta motora muy semejante a la obtenida con la luz real; la aplicación de las morfologías de sonido no dio ningún resultado. Este estudio, aunque parcial, indica que la activación eléctrica específica de estructuras polisensoriales es suficiente para lograr la evocación de la información almacenada en la memoria.

De ser esto cierto, se podría pensar que la activación de las neuronas polisensoriales dan lugar a respuestas en columnas neuronales localizadas en la corteza cerebral. La activación de estas columnas neuronales podría representar las unidades perceptuales con las cuales se construye una representación interna de un estímulo. La activación espaciotemporal específica de un mosaico de columnas podría ser el proceso fundamental de construcción interna del mundo externo.

Secuencias de activación en las neuronas polisensoriales

La evocación de la información almacenada no es un fenómeno estático. Cuando recordamos la imagen de un objeto como resultado de una orden verbal, no vemos una "fotografía" inmóvil, sino que tenemos la sensación de una secuencia de "visiones" internas que poseen un movimiento y una dinámica. Estos últimos parecen ser independientes, pero disparados por el patrón verbal. La independencia es en el sentido de que la verbalización, en la mayoría de los casos, no tiene en sí misma la secuencia explícita a la que va a dar lugar. La palabra flor puede disparar una gran cantidad de imágenes internas que cambien en forma y secuencia, a pesar de que, obviamente, la verbalización no las contiene ni tampoco las menciona. Asimismo, cuando recordamos el nombre de un objeto al observar a éste, la verbalización es una secuencia de sonidos específicos en un orden particular.

Los procesos neuronales responsables de la secuencia de evocación aún se desconocen, pero posiblemente son resultado de un secuenciador mnémico que las almacena en un depósito separado, que interactúa y hace disparar la actividad de las células polisensoriales de alta convergencia.

Al menos en lo que se refiere al proceso de reconocimiento visual, Noton y Stark (1971) han formulado la siguiente hipótesis:

> La representación interna o memoria de un objeto se lleva a cabo por partes: un ensamblaje de atributos o, más estrictamente, un trazo mnémico de atributos. Durante el reconocimiento (podemos añadir, durante la evocación), la representación interna es apareada en forma serial con el objeto, atributo por atributo. Los atributos de un objeto son las partes del mismo (como los ángulos o las curvas de un dibujo de líneas) que dan la mayor información. Los trazos mnémicos que registran los atributos están ensamblados en representaciones internas completas al ser conectadas a través de otros trazos mnémicos que registran los cambios de atención requeridos para pasar de un atributo a otro, ya sea con ayuda de movimientos oculares o con cambios internos de atención. Los cambios de atención conectan los atributos en un orden preferencial, formando un anillo de atributos...

Se puede proponer que la presentación de una información verbal que sirve como gatillo para una evocación visual, activa al mismo tiempo las células polisensoriales de alta convergencia y el secuenciador mnémico cuya actividad almacenada determina la secuencia de patrones combinados de respuesta en las neuronas polisensoriales. Esto haría posible que al presentar un estímulo gatillo diera lugar a la aparición no sólo de una imagen, sino también de una secuencia de éstas, determinada por la activación simultánea del secuenciador mnémico.

Una estructura cerebral cuya actividad está probablemente asociada con los procesos mencionados es el colículo superior, por su relación con el control de los movimientos oculares (Wurtz y Goldberg, 1972a, b), con el fenómeno de atención (Goldberg y Wurtz, 1972) y con sus conexiones anatómicas con la retina y con la corteza cerebral (Michael, 1972). Esta hipótesis debe esperar la validación del trabajo experimental.

RESUMEN

1. Se sugiere que tanto la información auditiva como la visual convergen en neuronas polisensoriales, en las cuales es posible la asociación entre los dos patrones.
2. La activación de las neuronas polisensoriales podría ser el primer paso en la evocación de la información almacenada.
3. La evocación de la información nunca es un fenómeno estático, sino un proceso dinámico que se caracteriza por su secuencia. La secuencia en la evocación podría estar relacionada con la puesta en marcha de un mecanismo de secuencia mnémica, paralela al sistema polisensorial de asociación.
4. Para que la evocación de la información sea completa, es necesario que la activación de patrones neuronales no se detenga a nivel de las neuronas polisensoriales. Se podría pensar que la evocación requiere de la activación de circuitos divergentes que surgen de neuronas polisensoriales y que terminan en células localizadas en la corteza cerebral.
5. Para que la evocación de la información sea completa y exacta, el estado de excitabilidad de estos circuitos divergentes y de las células activadas por los mismos debe ser semejante al estado de excitabilidad que ocurrió durante la presentación real de los estímulos.

D. FENÓMENOS ASOCIADOS

Duplicación de la información en el sistema visual

Es un hecho bien conocido que el sistema visual tiene una gran capacidad de recuperación funcional después de una lesión parcial de algunas de sus partes. Esta recuperación probablemente se relaciona con la duplicación de la información asociada con los circuitos divergentes que existen entre el cuerpo geniculado lateral y la corteza occipital (Chow y colaboradores, 1950). Asimismo, el hecho de que la lesión del 98% de las fibras del nervio óptico no produzca deterioro notable en la conducta compleja de discriminación visual en los gatos (Norton y colaboradores, 1966) significa que los canales que llevan información visual tienen como carácter distintivo su duplicidad.

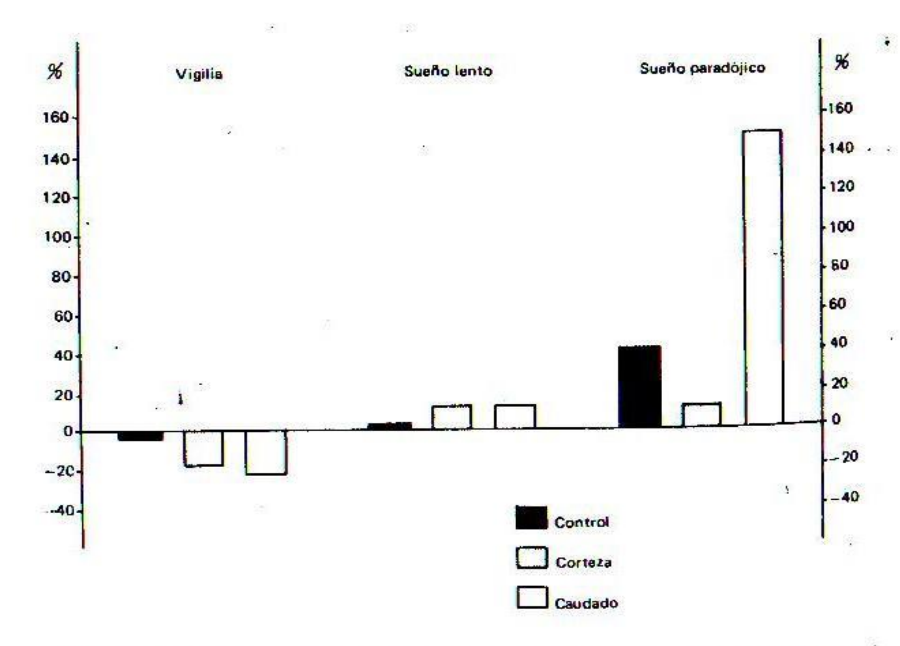


FIG. 4.26 **Cada barra representa la duración relativa (por ciento) del tiempo que tres grupos de ratas permanecieron en vigilia, sueño lento y sueño paradójico. Ratas lesionadas en el núcleo caudado sufrieron un incremento notable (147%) en el sueño paradójico. Ratas normales o con la corteza lesionada no sufrieron tal incremento. Barras negras: grupo control. Barras punteadas: grupo con lesión cortical. Barras blancas: grupo con lesión en el núcleo caudado. (Tomado de Corsi y colaboradores, 1975.)**

Este hecho concuerda con la idea de que el mecanismo básico que representa la información en el sistema nervioso no es la activación de unidades específicas, sino la aparición de un patrón neuronal de activación.

Evocación de la información visual y auditiva durante el sueño paradójico

La aparición de imágenes visuales y de información auditiva durante el sueño paradójico es una de las principales características de esta fase del ciclo sueño-vigilia.

Esta aparición probablemente se relaciona con la activación de patrones eléctricos almacenados en las cortezas visuales y auditivas. La facilidad con que estos patrones aparecen durante esta fase es, probablemente, resultado de un incremento en la excitabilidad de los circuitos divergentes relacionados con la evocación de la información. Este incremento en la excitabilidad podría ser el mismo que causa un aumento de la magnitud de los potenciales talamocorticales (Jouvet, 1967) y en la frecuencia de la actividad unitaria espontánea durante el sueño paradójico (Jacobs y colaboradores, 1973). Más aún, incrementos artificiales en el número de fases de sueño paradójico han sido observados como resultados de una lesión del núcleo caudado de ratas (Corsi y colaboradores, 1974) (figura 4.26). Este hecho concuerda con la intepretación anterior, porque existe evidencia que indica que esta estructura tiene una influencia inhibitoria normal sobre la excitabilidad de los circuitos talamocorticales (Demetrescu y colaboradores, 1965; Demestrescu, 1967; Heuser y colaboradores, 1961).

Probablemente, idénticos incrementos en la excitabilidad puedan explicar la aparición de ilusiones visuales y auditivas o aun de alucinaciones en algunas condiciones patológicas como la esquizofrenia.

Control de movimientos complejos

Ciertos patrones complejos de movimientos están enteramente programados a nivel de la médula espinal (Burke, comunicación personal, 1973). El sistema córtico-subcortical relacionado con la actividad motora, parece mandar, a través del sistema eferente, órdenes que activan en una forma específica a los circuitos de la médula espinal relacionados con movimientos complejos.

Probablemente estas órdenes son patrones complejos de activación que son reconocidos a nivel de la médula espinal por neuronas de alta convergencia que a su vez activan (por medio de circuitos divergentes)

motoneuronas específicas. Si esto es correcto, entonces la actividad motora puede ser interpretada como un proceso específico de evocación de información almacenada.

Esta situación, puede ser muy similar a la postulación de que las respuestas específicas de neuronas polisensoriales de alta convergencia pueden, a través de circuitos de divergencia, activar unidades en la corteza visual y auditiva de tal forma que una imagen o un sonido complejo puede ser evocado.

De hecho, no hay ninguna razón lógica para dudar que la actividad del sistema nervioso pueda estar relacionada con procesos similares y comunes en todas sus estructuras y circuitos y que la aparente diferencia en los procesos de salida que resultan de su actividad está relacionada únicamente con las diferentes características de los órganos efectores pero no con las características de los procesos neuronales responsables de su aparición.

BIBLIOGRAFÍA

Albe-Fessard, Cruz, E. O. y Rocha-Miranda, C., Activités évoguées dans le noyau caudé du chat en réponse á des types divers d'afférences. I. Étude macrophysiologique. *EEG Clin. Neurophysiol,* 12: 405-420, 1960a.

Albe-Fessard, D., Rocha Miranda, C. y Oswaldo-Cruz, E., Activités évoguées dans le noyau caudé du chat en réponse á des types divers D'afférences. II. Étude microphysiologique. *EEG Clin Neurophysiol,* 12: 649-661, 1960b.

Allman, J. M., J. H. Kaas, R. H. Lane y F. M. Miezin, A representation of the visual field in the inferior nucleus of the pulvinar in the owl monkey *(Aotus Trivir gatus), Brain Research,* 40: 291-302, 1972.

Bartlett, F. y E. R. John, Equipotentiality quantified: The anatomical distribution of the engram. *Science,* 181: 764-767, 1973.

Baumgartner, G., J. L. Brown y A. Schultz, Responses of single units of the cat visual system to rectangular stimulus patterns, *Journal of Neurophysiology,* vol. 28, núm. 1, págs. 1-18, 1965.

Bental, E. y B. Bihari, Evoked activity of single neurons in sensory association cortex of the cat. *Journal of Neurophysiology,* 26: 207-214, 1963.

Berlucchi, G., J. M. Sprague, J. Levy y Dibernardino, A. C., Protectum and superior colliculus in visually guided behavior and in flux and form discrimination in the cat. *Journal of Comp. and Physiol. Psychology,* 78: 123-172, 1972.

Boycott, B. B. y H. Kolb, The connections between bipolar cells and protoreceptores in the retina of the domestic cat. *The Journal of Comparative Neurology,* 148: 91-114, 1973a.

Boycott, B. B. y H. Kolb, The horizontal cells of the Rhesus monkey retina. *The Journal of Comparative Neurology,* 148: 115-139, 1973b.

Buchwald, J. S., E. S. Halas y S. H. Schramm, Comparison of multiple unit and EEG activity recorded from the same brain sites during behavioral conditioning. *Nature,* 205: 1 012, 1 014, 1965.

Buchwald, N. A., L. Rakic, E. J. Wyers, C. Hull y G. Heuser, Integration of visual impulses and the "caudate loop". *Experimental Neurology,* 5, 1-20, 1962.

Bures, J. y O. Burésova, Plastic changes of unit activity based on reinforcing properties of extracellular estimulation of single neurons. *Journal of Neurophysiol,* 30: 98-113, 1967.

Burésova, O. y Bures, J., Classical conditioning and reticular units. *Acta Psysiol. Acad. Sci. Hung,* 26: 53-57, 1965.

Colavita, F. B., Transfer of learned discrimination from peripheral to central auditory stimulation in cats

re of monkey striate cortex. *J. Physiol.*, 195: 215-243, 1968.

Hubel, D. H. y Wiesel, T. N., Visual area of the lateral suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area) of the cat. *J. Physiol.*, 202: 251-260, 1969.

Jacobs, B. L., McGinty D. J. y Harper, R. M., Brain single unit activity during sleep -wakefulness -a review. En la obra *Brain unit activity during behavior,* editada por M. Ian Phillips. Charles C. Thomas. Publisher, 1973, págs. 165-178.

John, E. R., Electrophysiological studies of conditioning. En la obra *The Neurosciences — A Study Program.* The Rockefeller University Press. Nueva York, 1967, 690-704.

John, E. R., Switchboard versus statistical theories of learning and memory. *Science,* 177: 850-864, 1972.

John, E. R., F. Bartlett, M. Shimokochi y D. Kleimann, Neural readout from memory. *Journal of Neurophysiology,* 36: 893-924, 1973.

John, E. R. y Killam, K. F., Electrophysiological correlates of avoidance conditioning in the cat. *J. Pharmacol. Exp. Therap.*, 125: 252-274, 1959.

John, E. R. y Killam, K. F., Electrophysiological correlates of differential approach-avoidance conditioning in cats. *J. nerv. ment. Dis.*, 136: 183-201, 1960.

John, E. R., Leiman, A. L. y Sachs, E., An exploration of the functional relationship between electroencephalographic potentials and differential inhibition. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 92: 1 160-1 182, 1961.

John, E. R., Ruchkin, D. S. y Villegas, J., Experimental background: signal analysis and behavioral correlates of evoked potential configurations in cats. *Ann. N. Y. Acad. Scs.*, 112: 362-420, 1964.

Jouvet, M., Neurophysiology of the states of sleep. *Physiol. Reviews,* 47: núm. 2, 117-177, 1967.

Kaas, J. H., Hall, W. C. y L. T. Diamond, Visual cortex of the grey squirrel *(Sciurus carolinensis):* Architectonic subdivisions and connections from the visual thalamus. *J. Comp. Nerv.*, vol. 145, núm. 3, julio de 1972, págs. 273-306.

Kamikawa, K., McIlwain y Adey, R., Response patterns of thalamic neurons during classical conditioning. *EEG Clin. Neurophysiol.*, 17: 485-496, 1964.

Kuffler, S. W., Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J. Neurophysiol.*, 16: 37-68, 1953.

Livanov, M. N. y Poliakov, K. L., The electrical reactions of the cerebral cortex of a rabbit during the formation of a conditioned defense reflex by means of rhytmic stimulation. *Izu. Aka. Nak, SSSR Ser. Biol.*, 3: 286, 1945.

Lettvin, J. Y., H. R. Maturana, W. S. McCulloch y W. H. Pitts., What the frog's eye tells the frog's brain. Proceedings of the Institute of Radio Engineers, 47: 1940-1951, 1959.

Michael, C. R., Receptive fields of single optic nerve fibers in a mammal with an all-cone retina. I. Contrast -Sensitive Units. *J. of Neurophysiology,* 31: 249-256, 1968a.

Michael, C. R., Receptive fields of single optic nerve fibers in a mammal with an all-cone retina. II. Directionally selective units. *J. of Neurophysiol.*, 31: 257-267, 1968b.

Michael, C. R., Receptive fields of single optic nerve fiber in a Mammal with and all-cone retina. III. Opponent color units. *J. of Neurophysiol.*, 31: 268-282, 1868c.

Michael, C. R., Visual response properties and functional organization of cells in the superior colliculus of the ground squirrel. *Vision Res.*, suplemento núm. 3, 299-308, 1971.

Michael, C. R., Visual receptive fields of single neurons in superior colliculus of the ground squirrl (ardilla). *J. of Neurophysiol.*, 35: 815-832, 1972a.

Michael, C. R., Functional organization of cells in superior colliculus of the ground squirrel. *J. of Neurophysiol,* 35: 833-846, 1972b.

Michael, C. R., Opponent color and opponent-contrast cells in lateral geniculate nucleus of the ground squirrel. *J. of Neurophysiol,* 36: 536-550, 1973.

Montero, V. M., Brugge, J. F. y Beitel, R. E., Relation of the visual field to the lateral geniculate body of the albino rat. *J. of Neurophysiology,* 31: 221-236, 1968.

Morrell, F., Electrical signs of sensory coding. En la obra *The neurosciences. A Study Program.* The Rockfeller University Press. Nueva York, 1967, págs. 452-470.

Murata, K., H. Cramer y P. Bach y Rita, Neuronal convergence of noxious, acoustic, and visual stimuli in the visual cortex of the cat. *J. of Neurophysiol.*, 28: 1 223, 1965.

Norton, T., Frommer, G. y Galambos, R., Effects of partial lesions of optic tract on visual discriminations in cats. *Federation Proc.*, 25, 2 168, 5, 263, 1966.

Noton, D. y L. Stark, Eye movements and visual perception. *Scient. Amer.*, 224: 34, 1971.

Olds, M. E., Short-term changes in the firing pattern of hypothalamic neurons during pavlovian conditioning. *Brain Research,* 58: 95-116, 1973.

Pribram, K. H., Neurological investigations of the associative structure of memory. *Clinical Neurosurgery,* volumen 19: 397-420, 1972.

Rodieck, R. W. y J. Stone, Response of cat retinal ganglion cells to moving visual patterns. *J. of Neurophysiol.*, 28: 819-832, 1965a.

Rodieck, R. W. y J. Stone, Analysis of receptive fields of cat retinal ganglion cells. *J. of Neurophysiol.*, 2: 833-849, 1965b.

Schiller, P. H. y Stryker, M., Single - Units recording and stimulation in superior colliculus of the alert Rhesus monkey. *J. of Neurophysiol.*, 35: 915-924, 1972.

Sedwick, E. M. y Williams, T. D., The response of single units in the caudate nucleus to peripheral stimulation. *J. Physiol.*, 189: 281-298, 1967.

Segal, M. y J. Olds, Behavior of units in hippocampal circuits of the rat during learning. *J. of Neurophysiol.*, 35: 680-690, 1972.

Sprague, J. M., Berlucchi, C. y Diberardino, A. C., The superior colliculus and pretectum in visually discrimination in the cat. *Brain Behav. Evol.*, 3: 285-294, 1970.

Sprague, J. M., The superior colliculus and pretectum in visual behavior. *Investigative Ophthalmology,* 11: 473-482, 1972.

Thompson, R. F., R. H. Johnson y J. J. Hoopes, Organization of auditer, somatic sensory and visual projection to association fields of cerebral cortex in the cat. *Journal of Neurophysiology,* 26: 343-364, 1963.

Thompson, R. F., H. E. Smith, y D. Bliss, Auditory, somatic sensory, and visual response interactions and interrelations in association and primary cortical fields of the cat. *Journal of Neurophysiology,* 26: 365-378, 1963.

Whitfield, I. C. y E. F. Evans, Response of auditory cortical neurons to stimuli of changing frequency. *J. Neurophysiol.*, 28: 655-672, 1965.

Wiesel, T. N., Receptive fields of ganglionar cells in the cat's retina. *J. Physiol.*, 153: 583-694, 1960.

Wiesel, T. N. y D. H. Hubel, Single-cell responses in striate cortex of kittens deprived of vision in one eye, *Journal of Neurophysiology*, 26: 1 003-1 017, 1963.

Wiesel, T. N. y D. H. Hubel, Extent of recovery from the effects of visual deprivation in kittens. *J. of Neurophysiology*, 28: 1 060, 1965.

Wiesel, T. N. y D. H. Hubel, Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the Rhesus monkey. *J. of Neurophysiol.*, 29: 1 115-1 156, 1966.

Wita, C. W., Measurement of information transfer in retinal ganglion cells of cat. *Intern. J. Neuroscience*, 4: 121-125, 1972.

Wright, M. J., Responsiveness to visual stimuli of single neurons in the pulvinar and lateral posterior nuclei of the cat's thalamus. Proceedings of the Psysiological Society, *Journal of Physiology*, 219: 32-33, 1971.

Wurtz, R. H., Visual receptive fields of striate cortex neurons in awake monkeys. *J. of Neurophysiol.*, 32: 727-742, 1969.

Wurtz, R. H. y Goldberg, M. E., Activity of superior colliculus in behaving monkey. III. Cells discharging before eye movements. *J. of Neurophysiol.*, 35: 575-586, 1972a.

Wurtz, R. H. y Goldberg, M. E., Activity of superior colliculus in behaving monkey. IV. Effects of lesions on eye movements. *J. of Neurophysiol.*, 35: 587-596, 1972b.

Yoshii, N. y Ogura, H., Studies on the unite discharge of brain stem reticular formation in the cat. I Changes of reticular unit discharge following conditioning procedure. *Med. J. Osaka Univ.*, 11: 1, 1960.

Yoshii, N., Provot, P. y Gastaut, H., Electrographic activity of the mesencephalic reticular formation during conditioning in the cat. *EEG Clin. Neurophysiol*, 9: 595-608, 1957.

Esta obra se terminó de imprimir el día 27 de agosto de 1976, en los talleres de Litográfica Ingramex, S. A., Centeno 162, Col. Granjas Esmeralda, México 13, D. F.

Se tiraron 3 000 ejemplares más sobrantes de reposición